

Dossier :

L'augmentation de la prolificité des truies : acquis, progrès envisageables et conséquences

Communications présentées lors d'une réunion de la Commission spécialisée
des Recherches porcines (INRA, Centre de Tours Nouzilly, 21-22 avril 1997)

M. BONNEAU, J.-P. BIDANEL*

INRA Station de Recherches Porcines, 35590 Saint-Gilles

* INRA Station de Génétique Quantitative et Appliquée, 78352 Jouy-en-Josas Cedex

Après avoir longtemps stagné, la prolificité des truies enregistre depuis quelques années des progrès remarquables et l'introduction des lignées sino-européennes laisse entrevoir que cette augmentation des performances de reproduction va se poursuivre. L'augmentation de la taille des portées peut cependant avoir un certain nombre de conséquences sur la survie et les performances des porcelets ou sur la carrière des reproductrices. La Commission spécialisée des recherches porcines de l'INRA a organisé deux journées de réflexion sur ce sujet, dont nous vous proposons les grandes lignes sous forme d'articles courts résumant les communications qui y ont été présentées.

Après un constat de l'évolution des performances de reproduction au cours des dernières années (J. Dagorn *et al*), les principales voies d'amélioration de la prolificité, aussi bien celles qui sont mises en œuvre à l'heure actuelle, que celles que l'on peut envisager pour le futur, ont été exposées. Les possibilités offertes par la sélection (C. Legault, J.-P. Bidanel) ou par une meilleure connais-

sance de la physiologie de l'ovulation (M.-A. Driancourt *et al*) et du développement embryonnaire (M. Terqui et F. Botté) ont été présentées, ainsi que les développements envisageables à partir de l'identification de gènes impliqués dans la croissance folliculaire (F. Hatey).

Le deuxième volet de la réflexion a porté sur l'examen des conséquences de l'augmentation de la prolificité sur les truies elles-mêmes ou sur les porcelets, que ces conséquences aient déjà été constatées ou qu'elles soient envisageables en cas de poursuite de la tendance actuelle à l'augmentation de la production annuelle de porcelets par truie. Les problèmes déjà rencontrés en élevage cunicole ont d'abord été présentés (G. Bolet). Les conséquences possibles de l'augmentation de la prolificité ont ensuite été envisagées sous l'angle génétique (J.-P. Bidanel), en termes de nutrition de la truie et des fœtus (A. Prunier et H. Quesnel, J.-Y. Dourmad *et al*, N. Quiniou *et al*, M. Etienne et M.-C. Père) ou de survie et croissance des porcelets (P. Herpin et J. Le Dividich).

J. DAGORN,
S. BOULOT,
A. AUMAITRE*,
Y. LE COZLER*

ITP, La Motte-au-
Vicomte, BP 3,
35651 Le Rheu Cedex

* INRA Station de
Recherches porcines,
35590 Saint-Gilles

La prolificité des truies françaises en 1995-1996 : un spectaculaire bond en avant

La productivité des truies, mesurée en nombre de porcelets sevrés par truie productive et par an, est un des facteurs déterminants de la rentabilité d'un élevage. Cette productivité dépend elle-même de la taille des portées à la naissance, laquelle explique à elle

seule la moitié des écarts de productivité observés entre les tiers supérieur et inférieur des élevages suivis en Gestion Technique des Troupeaux de Truies. La prolificité des truies est donc un critère essentiel dont le niveau est apprécié par le nombre total de porcelets nés

par portée : nés vivants et porcelets normaux morts à la naissance (morts nés). Les porcelets momifiés sont comptabilisés séparément.

Cette note fait le point sur le niveau actuel de prolificité des truies françaises, sa variabilité et son évolution entre 1981 et 1995-1996. L'analyse porte sur plus de 1,6 million de portées sevrées en 1995 et 1996 provenant des élevages qui participent au programme national de Gestion Technique des Troupeaux de Truies (GTTT).

1995-1996 : 11,8 porcelets nés totaux par portée

La figure 1 montre l'extraordinaire variabilité de la prolificité : 11,81 porcelets (nés totaux par portée) avec un écart-type de 3,14, soit un coefficient de variation de 26 %. La comparaison avec les valeurs observées en 1981 ($10,77 \pm 2,90$) montre une augmentation significative de la taille de la portée, et la persistance d'une forte variabilité. Si les portées de moins de 10 porcelets concernent encore 20 % des observations, celles de 10 à 14 porcelets nés totaux sont les plus fréquentes (plus de 60 % des cas). Les grandes portées de 15 porcelets et plus ont maintenant une fréquence proche de 20 %, c'est-à-dire deux fois plus élevée qu'en 1981 (figure 2). Cette constatation met en évidence l'intérêt d'une maîtrise

Figure 1. Répartition des portées selon la taille à la naissance (nés totaux) en 1995 et 1996

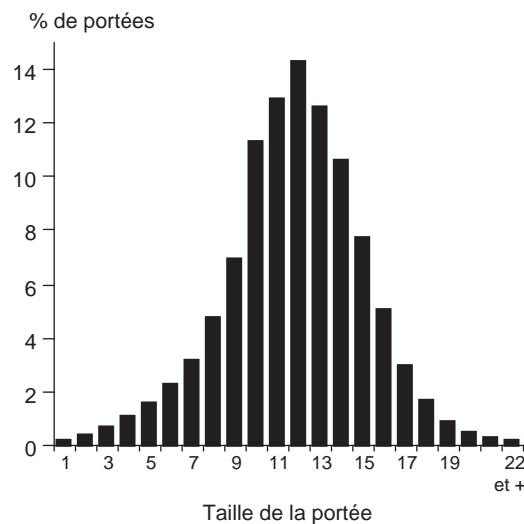
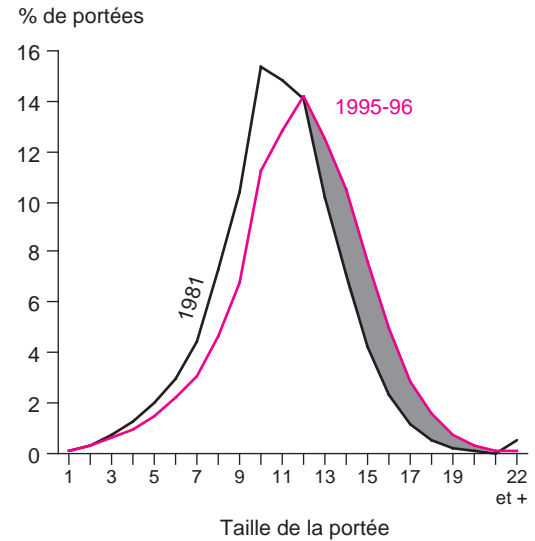


Figure 2. Répartition des portées selon la taille à la naissance (nés totaux) en 1981 et 1995-1996



parfaite des techniques d'adoption : portées adoptives et mouvements de porcelets à l'intérieur d'une même bande de truies.

Distribution des tailles de portées selon le rang en 1995-1996

La figure 3 présente la distribution des tailles de portée selon la parité de la truie : premières portées et truies adultes en 4, 5 et 6ème portées. Les deux distributions sont assez similaires mais la taille moyenne des premières portées (11,17) reste néanmoins inférieure à celle des truies en quatrième, cinquième et sixième portées (12,35). La différence actuelle moyenne de 1,18 porcelets est cependant inférieure aux écarts constatés dans les années 1970 (1,4 d'après Legault 1971).

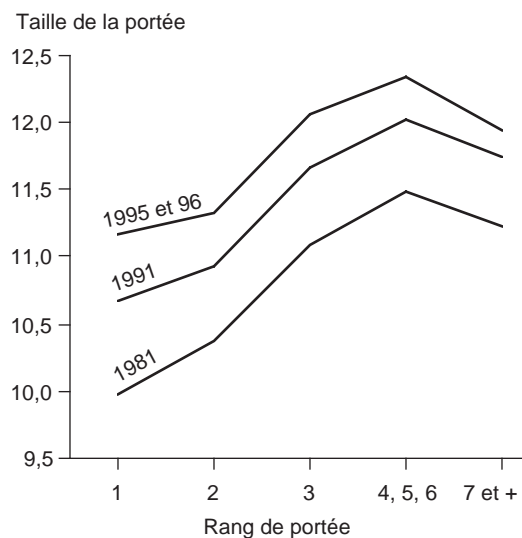
Évolution de la prolificité sur les quinze dernières années

Les résultats présentés au tableau 1 portent sur tous les élevages suivis en GTTT, soit 686 385 portées en 1981, 843 821 en 1991 et 1 642 524 pour 1995 et 1996. Globalement, en quinze ans, la prolificité moyenne a progressé

Tableau 1. Évolution des tailles de portée sur les quinze dernières années - Moyennes (écarts types).

Rang de portée	1	2	3	4 et 6	7 et plus	Ensemble
Année 1981	9,98 (2,66)	10,37 (2,89)	11,09 (2,87)	11,49 (2,89)	11,23 (2,89)	10,77 (2,90)
Année 1991	10,67 (2,78)	10,93 (2,98)	11,66 (2,92)	12,03 (2,97)	11,75 (2,99)	11,41 (2,98)
Années 1995 et 96	11,17 (2,99)	11,32 (3,18)	12,07 (3,12)	12,35 (3,17)	11,95 (3,09)	11,81 (3,14)
Variations entre						
1991 et 1995-96	+ 0,5	+ 0,39	+ 0,41	+ 0,32	+ 0,20	+ 0,40
1981 et 1995-96	+ 1,19	+ 0,95	+ 0,98	+ 0,85	+ 0,72	+ 1,04

Figure 4. Évolution selon la parité des tailles de portées (nés totaux) sur les quinze dernières années.



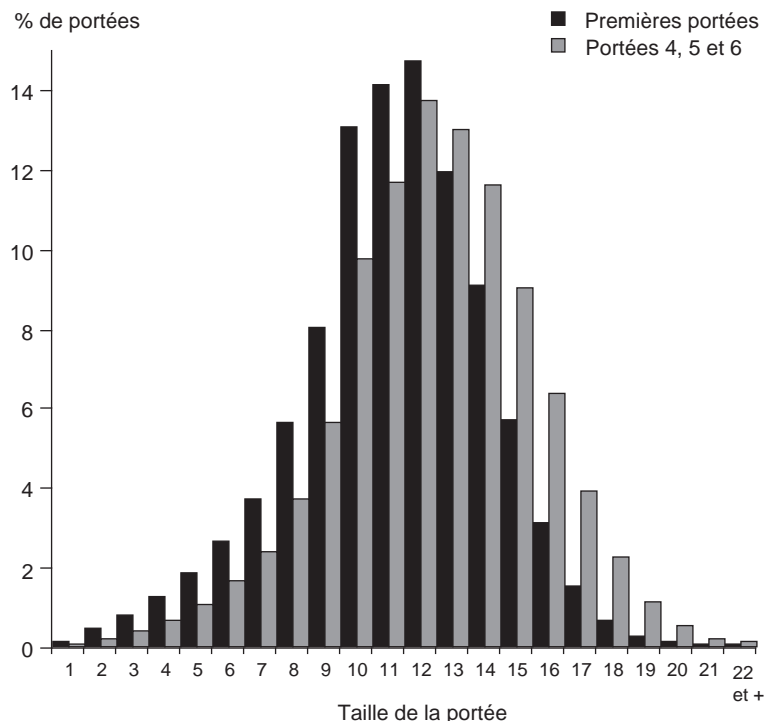
de 1,04 porcelet par portée, dont 0,4 sur les seules cinq dernières années. L'amplitude de l'augmentation de la taille de portée est variable selon le rang de portée. En quinze ans, elle a beaucoup plus progressé sur les portées de rang 1 à 3 que sur les portées de rang 4 et plus (figure 4). Cette constatation laisse penser que la mise en place des lignées hyperprolifiques et sino-européennes commence à porter ses fruits ; l'examen des tailles des premières portées en 1991 et en 1995-1996 illustre ce phénomène (+ 0,5 porcelet en cinq ans).

Il convient de rappeler que la mise en place des systèmes de classement obligatoire des carcasses a conduit à la généralisation de l'utilisation d'un type génétique homogène, truie croisée majoritairement LW x LF, et croisement avec une lignée mâle composite ou Piétrain x LW.

Conclusion

Le niveau de prolificité des truies suivies en GTTT a progressé de façon spectaculaire, puisqu'en 1995-96 une multipare sur trois fait naître au moins 14 porcelets par portée. La forte variabilité observée laisse cependant encore une marge de progrès appréciable. Si la voie de l'amélioration génétique est loin d'avoir atteint ses limites dans les élevages, il ne faut pas négliger les facteurs qui favorisent une bonne expression du potentiel des

Figure 3. Répartition de la taille de portée à la naissance (nés totaux) selon le rang de portée des truies.



truies (conduite alimentaire et sanitaire des reproducteurs, gestion de la reproduction). Une prolificité élevée pose cependant des problèmes spécifiques : forte mortalité, pertes importantes en allaitement, nombre de tétines fonctionnelles limité de 12 à 14... Si certaines techniques d'élevage peuvent apporter des solutions (adoptions, allaitement artificiel), les objectifs de sélection ne devraient-ils pas également prendre en compte de nouveaux critères tels le poids à la naissance et le nombre de tétines fonctionnelles ?

Références

- Anonyme, 1997. Prolificité et mortalité avant sevrage dans les élevages suivis en GTTT en 1995-1996. *Porc Performances 1996*, 47-53. Editions ITP, Paris.
- Legault C., Molénat M., Steier G., Texier C., Zickler G., 1971. Principe et illustration d'un programme d'interprétation mécanographique des performances d'élevages des truies. *Journées Rech. Porcine en France*, 3, 11-16.

C. LEGAULT

INRA Station
de Génétique
Quantitative
et Appliquée,
78352 Jouy-en-Josas
Cedex

Génétique et prolificité chez la truie : la voie hyperprolifique et la voie sino-européenne

Les performances de reproduction désignent, chez le porc, un ensemble de critères dont la résultante est bien connue des éleveurs sous le nom de « productivité numérique » ou nombre de porcelets sevrés/truie/an. En intervenant sur le prix de revient des porcelets au sevrage, la productivité numérique a une importance économique relative déterminante : elle représente environ 50 % des variations de la rentabilité d'un atelier de production du type « naisseur-engraisseur ». Parmi les composantes de la productivité numérique, la prolificité (ou taille de la portée à la naissance) apparaît indiscutablement comme le critère le plus important. D'ailleurs, avec une pondération économique relative proche de 45 % en France et de 55 % au Danemark, la prolificité occupe actuellement la première place dans l'objectif global de la sélection au sein des races et lignées maternelles.

Un retour en arrière de 20 à 25 ans permettra de mieux comprendre les lenteurs de l'émergence de la prolificité au rang des priorités économiques dans l'esprit des sélectionneurs. Peu héritable et peu répétable, la prolificité est très difficile à améliorer génétiquement par la sélection classique intra-troupeau. Aussi, pendant une quinzaine d'années, les ambitions des professionnels de la sélection se sont-elles limitées à la généralisation de l'usage de truies parentales croisées Large White X Landrace qui se traduit immédiatement par un progrès de 6 à 8 % imputable à l'effet d'hétérosis maternel. Le troupeau français ayant « fait le plein » en truies croisées de ce type vers 1985, il n'y avait plus d'amélioration à attendre de leur extension dans la population. Les mesures de rétorsion prises progressivement par les industriels de la viande et les consommateurs contre des carcasses toujours plus maigres et de moindre qualité, ainsi que le plafonnement des charges alimentaires, ont eu pour effet d'accroître l'importance économique relative d'autres critères au premier rang desquels on trouve la prolificité.

1 / Les lignées hyperprolifiques

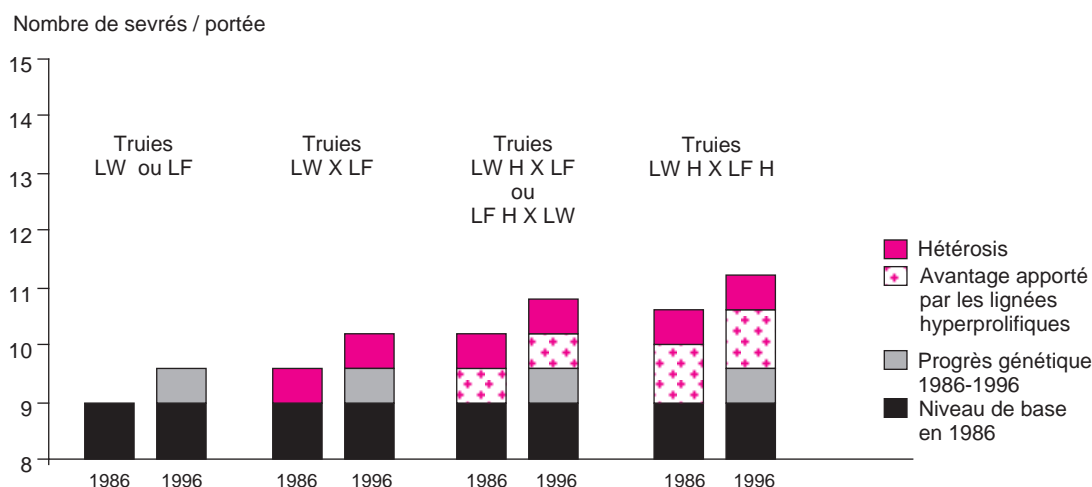
La voie tracée par les lignées dites hyperprolifiques a pour principe l'extension de la base de sélection à l'ensemble de la population de manière à permettre l'application d'un taux de sélection extrêmement sévère, généralement inférieur à 0,5 %. Les truies de prolificité exceptionnelle sont repérées par le canal du programme national de gestion technique ; leur supériorité génétique minimale sur la moyenne de la population ayant été fixée arbitrairement à 0,8 porcelet né/portée

(de 1974 à 1984) puis à 1,2 porcelet né/portée (à partir de 1985). Cela correspond à une supériorité moyenne de 1,2 au cours de la première période et de 1,6 porcelet né/portée au cours de la seconde période.

Lorsque ces truies sont fécondées par des verrats choisis au hasard dans la population, la supériorité génétique de leurs descendants mâles et femelles est réduite de moitié. A la suite d'accouplements raisonnés répétés de verrats fils de truies hyperprolifiques (H) avec d'autres femelles H non apparentées, le niveau génétique des verrats de la lignée tend asymptotiquement vers celui des truies H de la population. En définitive, la lignée hyperprolifique est donc représentée par quelques verrats dont le niveau génétique est confondu avec (ou très voisin de) celui des femelles de prolificité exceptionnelle détectées dans la population. La meilleure valorisation de ces verrats, en race pure ou en croisement (pour produire des truies parentales F1), ne peut s'envisager sans le recours à l'insémination artificielle. L'amélioration attendue chez les filles de ces verrats est alors de 0,6 à 0,8 porcelet né par portée, ce qui correspond à une productivité numérique augmentée de 1,4 à 1,9 porcelets sevrés par an. Si deux lignées sont développées dans deux races différentes (Large White et Landrace par exemple) les femelles F1 bénéficient également de l'effet d'hétérosis et leur supériorité attendue théoriquement par rapport aux populations parentales initiales est de l'ordre de 1,8 à 2,2 porcelets né/portée.

Dès 1973, l'INRA a entrepris la création d'une lignée de verrats dits hyperprolifiques de race Large White à la Station expérimentale de sélection porcine de Rouillé (Legault et Gruand 1976). Au terme d'un contrôle individuel portant sur la vitesse de croissance et l'épaisseur du lard dorsal, ces verrats, dont l'effectif par génération était initialement compris entre 2 et 5, étaient mis en service à la station expérimentale d'insémination artificielle INRA de Rouillé et se trouvaient par conséquent à la disposition de l'ensemble des éleveurs français.

Plusieurs vérifications expérimentales (Legault *et al* 1981, Bolet *et al* 1986, Després *et al* 1992), complétées par quatre évaluations à grande échelle chez les éleveurs (Le Roy *et al* 1987, Petit *et al* 1988, Herment *et al* 1994, Bidanel et Ducos 1994), ont confirmé les prévisions théoriques et établi la supériorité des filles des verrats H sur celles de leurs contemporaines variant, selon l'estimation, de 0,6 à 1,3 porcelet né/portée et de 0,5 à 0,9 porcelet sevré/portée. L'efficacité de cette méthode simple repose surtout sur la sévérité du taux de sélection et sur le pouvoir de diffusion génétique de l'insémination artificielle.

Figure 1. Sélection et croisement, races Large White (LW) et Landrace Français (LF).


Sa mise en œuvre relativement facile et les résultats obtenus l'ont fait adopter par la majorité des organisations de sélection. D'ores et déjà en France, 80 % des verrats Large White et Landrace français en service dans les centres d'insémination artificielle ont la qualification hyperprolifique. Cette méthode contribue à placer la génétique porcine française au meilleur niveau international. D'ailleurs, cette efficacité est encore amplifiée par la généralisation récente du recours au BLUP-modèle animal qui augmente la précision de la détection des truies hyperprolifiques (Tribout *et al* 1998) et par la poursuite de l'extension de l'insémination artificielle en France (65 % fin 1997). Ces dif-

férentes situations sont illustrées par la figure 1 et le tableau 1 pour le nombre de porcelets sevrés/portée, avec une estimation du progrès génétique réalisé en France entre 1986 et 1996 de 0,6 porcelet sevré/portée (Tribout *et al* 1998).

Rappelons aussi que le principe même de la détection des truies H (basé sur la moyenne mobile des contemporaines intégrant le progrès génétique) assure la continuité de l'amélioration. Cependant, les principaux facteurs limitants de cette méthode (l'augmentation de la mortalité et de l'hétérogénéité pondérale des porcelets), devraient conduire à la prise en compte de nouveaux critères dans l'objectif de sélection.

Tableau 1. Perspectives d'amélioration génétique du nombre de porcelets sevrés par portée en 1997 : analyse de différentes stratégies. LW : Large White, LF : Landrace Français, MS : Meishan, LW H : Large White Hyper, LF H : Landrace Français Hyper, ΔG : progrès génétique réalisé de 1986 à 1996.

Type de truies ⁽¹⁾	Éléments du progrès					Sevrés/ portée	PN ⁽²⁾	TVM (%) ⁽³⁾
	Niveau 1986	ΔG	Avantage Hyper	Avantage Chinois	Hétérosis			
Races européennes								
LW ou LF	9	0,6	-	-	-	9,6	22,9	58 ⁽⁴⁾
LW \times LF	9	0,6	-	-	0,6	10,2	24,4	61
LW H \times LF	9	0,6	0,6	-	0,6	10,8	25,8	61
LW H \times LF H	9	0,6	1	-	0,6	11,2	26,8	61
Croisements discontinus								
LW \times MS	9	0,6	-	1,1	2,8	13,5	32,3	56
[LW \times MS] \times LF	9	0,6	-	0,5	1,4	11,5	27,5	58,5
LW H \times MS	9	0,6	0,6	1,1	2,8	14,1	33,7	56
[LW H \times MS] \times LF H	9	0,6	0,9	0,5	1,7	12,7	30,4	58,5
Lignées sino-européennes								
Sino-LW ou sino-LF	9	-	-	1,4	1,4	11,8	28,2	56 ⁽⁴⁾
Sino-LW \times LF H	9	0,3	0,6	0,6	1,7	12,2	29,2	60,5
[Sino-LW H] \times LF H	9	0,3	0,9	0,6	1,7	12,5	29,9	60,5
[Sino-LW] \times LF H] LW H	9	0,4	0,9	0,3	1,0	11,6	27,7	60,8

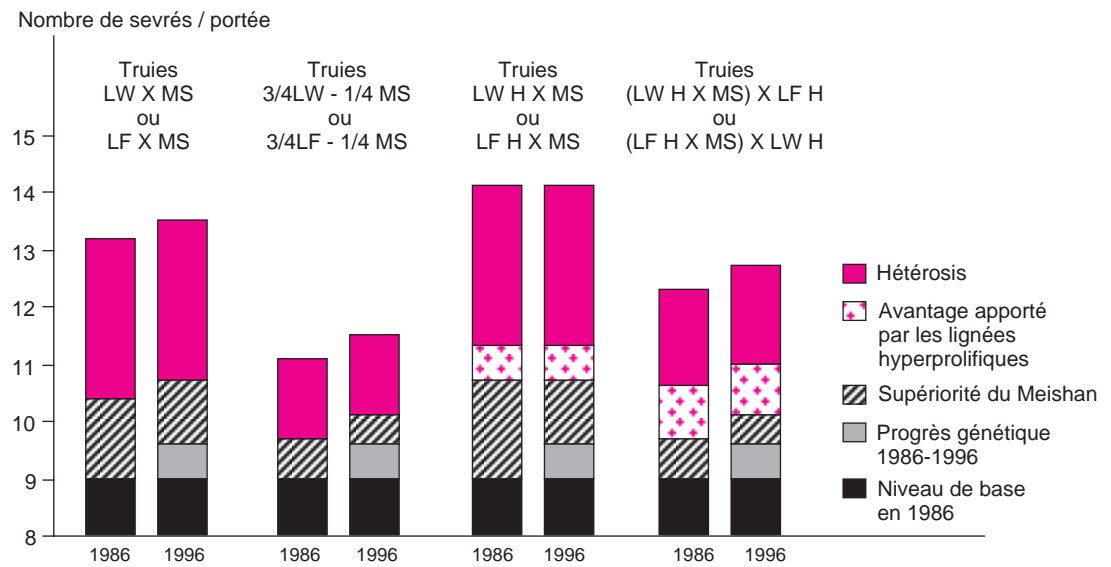
⁽¹⁾ Dans tous les cas, LW et LF peuvent être permutés. Sino-LW ou sino-LF : lignée composite sino-européenne après 10 ans de sélection pour les critères de production.

⁽²⁾ PN : Productivité numérique/truie reproductive/an = TPsevrage \times (365/152,5)

⁽³⁾ TVM : taux de viande maigre attendu chez le produit terminal avec : LW et LF = 58 %, MS = 38 %, verrat terminal = 64 %, lignée composite sino-LW après sélection = 56 %.

⁽⁴⁾ Conduite en race ou lignée pure.

Figure 2. Croisements discontinus entre Meishan et LW ou LF.



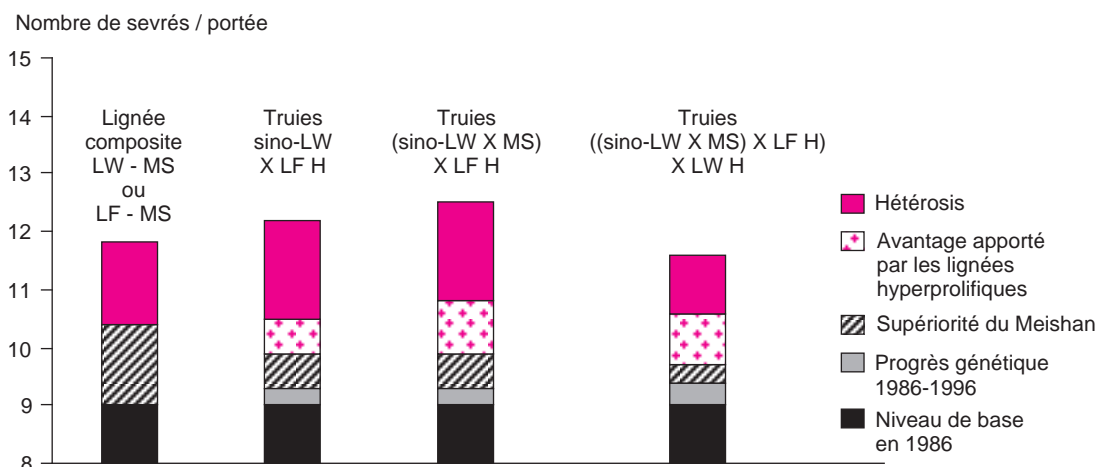
2 / La voie chinoise

Depuis leur importation par l'INRA en novembre 1979, les porcs chinois ont fait l'objet d'un programme expérimental intensif dont les résultats ont été largement et régulièrement diffusés dans la presse scientifique et professionnelle (Legault et Caritez 1983, Bidanel *et al* 1989a et 1989b). Rappelons brièvement que ces animaux (et tout particulièrement la race Meishan), expriment, dans nos conditions d'élevage, leur aptitude exceptionnelle à la reproduction : précocité sexuelle (puberté vers l'âge de 90 jours), fertilité, prolificité (14 à 15 porcelets/portée) et qualités maternelles. En revanche, ces races avaient un retard considérable pour les critères de production. Une viande d'excellente qualité (notamment organoleptique) et un effet d'hétérosis très élevé (15 à 25 %) ne permettent pas d'atteindre le seuil de rentabilité économique par le recours à des schémas de croisement discontinus à 3 ou 4 voies. En effet, à titre indicatif, la très haute productivité numérique des truies F1 Large White X Meishan (5 à 8 porcelets sevrés en plus/an) ne suffit pas à compenser les moindres perfor-

mances du produit terminal quart chinois. Les études théoriques de Bidanel (1989) aboutissent à la conclusion que la forme de valorisation des gènes chinois la plus prometteuse est l'utilisation à l'étage grand-parental de lignées composites sino-européennes au terme de 6 à 8 générations de sélection en faveur des critères de production (croissance et composition corporelle).

Vers le milieu des années 80, deux entreprises françaises se sont engagées sur la voie de la sélection de lignées sino-européennes ; cinq ans plus tard, leur exemple fut suivi dans d'autres pays, notamment par les trois plus importantes firmes anglaises. Or, les théories de Dickerson sur l'évolution d'une lignée composite n'ayant jamais été vérifiées en vraie grandeur chez le porc, cet engagement ressemblait à une aventure avec sa part d'incertitudes : une première réponse est fournie par les résultats relatifs à l'évolution au cours des 9 premières générations de la lignée française Tiameslan produisant la lignée Naima commercialisée depuis 1994 par la Société Pen Ar Lan et dont les performances ne sont que partiellement conformes aux prévisions (Naveau *et al* 1993).

Figure 3. Usage des lignées composites sino-européennes.



Pour le taux de viande maigre (TVM) en effet, le progrès réalisé au cours des 5 premières générations est supérieur au progrès théorique estimé dans l'hypothèse d'une hérédité polygénique additive. Comme le suggèrent Naveau *et al* (1993), ce phénomène s'explique en partie par une surestimation du TVM (basée à l'époque sur l'épaisseur du lard dorsal et le Fat-O-Meter), mais aussi par la présence, dans les races chinoises, de gènes majeurs ou de QTL favorables à l'adiposité qui sont rapidement éliminés dès les premières générations de sélection.

Cependant, la validation à grande échelle chez les éleveurs de ces résultats prometteurs est encore indispensable pour que l'on puisse porter un jugement définitif sur l'avenir de cette option.

Une dernière question est de savoir s'il y a complémentarité entre les lignées européennes hyperprolifiques d'une part et les lignées chinoises ou sino-européennes d'autre part. Une première réponse très encourageante est fournie par les résultats expérimentaux de l'INRA montrant que l'avantage de la lignée hyperprolifique s'ajoute à l'effet d'hétérosis en dépit de la très haute prolificité des truies F1 Meishan X Large White (Mandonnet *et al* 1992, Legault *et al* 1995). Ces résultats ont été confirmés récemment chez les truies de la lignée sino-européenne développée par la société Gène+ (C. Gasnier, communication personnelle 1997).

Ces différentes stratégies sont illustrées par la figure 2 pour les croisements discontinus à 2 ou 3 voies et par la figure 3 pour le recours aux lignées composites sino-européennes. Les paramètres génétiques du croisement Meishan X Large White utilisés dans ces simulations sont la synthèse des estimations faites en France (Bidanel *et al* 1989a et 1989b) et en Grande-Bretagne (Haley *et al* 1995). Ainsi, pour la taille de la portée au sevrage, la différence génétique entre ces deux races était respectivement de 2,8 et de 2,2 porcelets/portée en 1986 et en 1996 alors que l'effet d'hétérosis est de 2,8 porcelets/portée (tableau 1). A titre indicatif, les taux de viande maigre attendus chez les produits terminaux correspondant à chaque situation figurent également au tableau 1.

Perspectives d'avenir et conclusion

La productivité numérique des truies en France a progressé d'un peu plus de 7 porcelets sevrés/truie/an de 1970 à 1996, qu'elle soit estimée par année de vie reproductive ou par année de présence dans le troupeau. La part de la génétique dans cette amélioration, qui est de l'ordre de 30 %, se limite pour l'essentiel à l'effet d'hétérosis sur la taille de la portée et sur l'intervalle sevrage-fécondation. Les changements importants dans le système de conduite d'élevage sont responsables de 70 % de cette amélioration : réduction de la durée

d'allaitement et conduite en bandes avec ses conséquences favorables sur la survie des porcelets, l'état sanitaire, la surveillance des mise bas et des chaleurs, les adoptions, etc.

L'amélioration génétique de la prolificité n'est plus une préoccupation secondaire et des solutions efficaces sont accessibles dans la mesure où l'on prend le risque de s'écarter des voies classiques. D'ailleurs, comme ils le démontrent par leur intérêt croissant pour les lignées hyperprolifiques, il paraît évident qu'à l'avenir, les professionnels ne se contenteront plus de lignées grand-maternelles immuables en matière de reproduction. Dès maintenant, on peut considérer que la voie des 30 porcelets sevrés/truie/an est ouverte à moyen terme aux éleveurs les plus performants. Au cours des années 1990, c'est la génétique qui est appelée à être prédominante dans l'amélioration de la productivité des truies. Certaines prévisions théoriques comportent encore une part de fiction que les années qui viennent dissiperont peu à peu.

Il convient en particulier de souligner les facteurs limitants de la progression vers les 12 ou 13 porcelets sevrés par portée. On pense d'abord au nombre de tétines fonctionnelles qui, après des décennies d'efforts exercés par les éleveurs, se situe en moyenne entre 13 et 14. En fait, le nombre de tétines ne représente pas le premier facteur limitant, sachant que pour des truies d'origine européenne, le nombre moyen de porcelets sevrés plafonne entre 10,5 et 11 par portée. Il serait donc plus opportun de s'intéresser à la production laitière de la truie qui est facilement estimable par une simple pesée de l'ensemble de la portée allaitée vers 3-4 semaines, critère délaissé par les sélectionneurs depuis 25 ans. En raison de leurs excellentes qualités maternelles (nombre de tétines, aptitude laitière, comportement maternel permettant les adoptions à tous les stades), le recours par le croisement aux races chinoises et aux lignées sino-européennes permet d'envisager d'atteindre un plafond entre 12 et 13 porcelets sevrés/portée. L'analyse du déterminisme de la durée de la parturition serait également utile dans la mesure où l'allongement de cette fonction favorise la mortinatalité.

Parmi les anomalies chromosomiques de structure, les translocations hétérozygotes sont les mieux connues chez le porc pour leurs conséquences désastreuses sur la reproduction. En effet, les reproducteurs porteurs d'une telle anomalie sont responsables d'une réduction de 40 à 50 % de la taille des portées qu'ils conçoivent en raison de la disparition de la moitié environ des embryons dès implantation. Heureusement, la fréquence de ces anomalies est relativement faible (proche de 1 sur 1 500). Un système de détection informatisé basé sur le programme National de Gestion Technique des Troupeaux de Truies a permis d'identifier en France une vingtaine de telles anomalies (Legault et Popescu 1993, Ducos *et al* 1997).

Les prochaines années sont appelées à bénéficier très largement des recherches

visant une meilleure connaissance du génome, par une approche statistique (gènes majeurs) ou moléculaire (carte génique et recherche de marqueurs moléculaires de gènes à effet quantitatif) (Bidanel *et al* 1996). D'ailleurs, il est envisagé d'étendre la technique de l'identification puis du typage des gènes à l'ensemble des caractères d'intérêt économique ainsi qu'à la résistance aux maladies et aux anomalies héréditaires (comme l'intersexualité) dont les conséquences sont amplifiées par la généralisation de l'insémination artificielle. Simple au premier abord, la sélection assistée par des gènes marqueurs soulève encore d'importantes difficultés d'ordre méthodologique. Quant à la transgénèse, d'énormes obstacles d'ordre technique et éthique sont encore à surmonter avant d'envisager sérieusement les retombées de cette technique sur des critères économiques comme la taille de la portée.

Références

- Bidanel J.P., 1989. Etude de stratégies de valorisation en croisement de la race porcine Meishan. 3. Evaluation économique comparée de différents systèmes de croisement. Journées de la Rech. porcine en France, 21, 361-366.
- Bidanel J.P., Ducos A., 1994. Utilisation du BLUP modèle animal pour l'évaluation génétique des porcs de race Large White et Landrace français sur la prolificité. Journées de la Rech. porcine en France, 26, 321-326.
- Bidanel J.P., Caritez J.C., Legault C., 1989a. Etude de stratégies de valorisation en croisement de la race porcine Meishan. 1. Estimation des paramètres du croisement pour les caractères de productivité des truies. Journées de la Rech. porcine en France, 21, 345-352.
- Bidanel J.P., Caritez J.C., Fleury J., Gruand J., Legault C., 1989b. Etude de stratégies de valorisation en croisement de la race porcine Meishan. 2. Estimation des paramètres du croisement pour les caractères de production. Journées de la Rech. porcine en France, 21, 353-360.
- Bidanel J.P., Bonneau M., Chardon P., Elsen J.M., Gellin J., Le Roy P., Milan D., Ollivier L., 1996. Etablissement et utilisation de la carte génétique porcine. INRA Prod. Anim., 9, 299-310.
- Bolet G., Martinat-Botté F., Locatelli P., Gruand J., Terqui M., Berthelot F., 1986. Components of prolificacy of hyperprolific Large White sows. Comparison with Meishan and control Large White sows. Génét. Sél. Evol., 18, 333-342.
- Després P., Martinat-Botté F., Lagant H., Terqui M., Legault C., 1992. Comparaison des performances de reproduction des truies appartenant à trois génotypes : Large White (LW), Large White « hyperprolifique » (LWH) Meishan (MS). Journées de la Rech. porcine en France, 24, 345-350.
- Ducos A., Berland H., Pinton A., Seguela A., Blanc M.F., Darre A., Darre R., 1997. Les translocations réciproques chez le porc : état des lieux et perspectives. Journées de la Rech. porcine en France, 29, 375-382.
- Haley C.S., Lee G.J., Ritchie M., 1995. Comparative reproductive performance in Meishan and Large White pigs and their crosses. Anim. Sci., 60, 259-267.
- Herment A., Runavot J.P., Bidanel J.P., 1994. Une nouvelle évaluation de l'intérêt de la voie hyperprolifique chez le porc. Journées de la Rech. porcine en France, 26, 315-320.
- Legault C., Caritez J.C., 1983. L'expérimentation sur le porc chinois en France. I. Performances de reproduction en race pure et en croisement. (Experiments with Chinese pigs in France. I. Reproductive performance in pure and cross breeding with European breeds.) Genet. Sel. Evol., 15, 225-240.
- Legault C., Gruand J., 1976. Amélioration de la prolificité des truies par la création d'une lignée « hyperprolifique » et l'usage de l'insémination artificielle : principe et résultats expérimentaux préliminaires. Journées de la Rech. porcine en France, 8, 201-206.
- Legault C., Popescu P., 1993. Les translocations réciproques chez le porc domestique : détection, éradication et prévention. Elevage et Insémination, 254, 1-12.
- Legault C., Gruand J., Bolet G., 1981. Résultats de l'utilisation en race pure et en croisement de la lignée dite « hyperprolifique ». Journées de la Rech. porcine en France, 13, 255-260.
- Legault C., Caritez J.C., Lagant H., Popescu C.P., 1995. Etude expérimentale du rôle de l'espace utérin sur la viabilité embryonnaire et fœtale. Incidence de type génétique de la mère. Journées de la Rech. porcine en France, 27, 25-30.
- Le Roy P., Legault C., Gruand J., Ollivier L., 1987. Héritabilité réalisée pour la taille de portée dans la sélection de truies dites « hyperprolifiques ». Génét. Sél. Evol., 19, 351-364.
- Mandonnet N., Le Roy P., Caritez J.C., Elsen J.M., Legault C., Bidanel J.P., 1992. Existe-t-il un gène à effet majeur expliquant la prolificité exceptionnelle de la race Meishan ? Journées de la Rech. porcine en France, 24, 25-30.
- Naveau J., Ducos A., Bidanel J.P., Bazin C., 1993. Résultats de huit générations de sélection sur la croissance et la composition corporelle de la lignée composite sino-européenne Tiameslan. Journées de la Rech. porcine en France, 25, 65-68.
- Petit G., Runavot J.P., Gruand J., Legault C., 1988. Evaluation en race pure et en croisement de la lignée hyperprolifique Large White dans un réseau d'élevages de multiplication et de production. Journées de la Rech. porcine en France, 20, 309-314.
- Tribout T., Bidanel J.P., Garreau H., Fleho J.Y., Gueblez R., Le Tiran M.H., Ligonésche B., Lorent P., Ducos A., 1998. Présentation du dispositif collectif français d'évaluation génétique porcine pour les caractères de production et de reproduction. Journées de la Rech. porcine en France, 30, 95-100.

Nouvelles perspectives d'amélioration génétique de la prolificité des truies

J.P. BIDANEL

INRA Station
de Génétique
quantitative
et appliquée,
78352 Jouy-en-Josas
Cedex

Le développement de la voie hyperprolifique dans les races Large White et Landrace Français et l'utilisation des races prolifiques chinoises ont permis d'accroître de façon notable la prolificité des truies ces dernières années. Néanmoins, l'efficacité d'une sélection directe sur la taille de la portée à la naissance reste limitée par la faible héritabilité de ce caractère (environ 0,10) et son expression tardive dans un seul sexe. L'utilisation de races prolifiques chinoises comme la Meishan est quant à elle rendue difficile par leurs faibles performances de croissance et d'engraissement. Les travaux menés ces dernières années visent à repousser ces limites par la recherche de critères de sélection plus efficaces et l'utilisation spécifique des régions intéressantes du génome des races prolifiques chinoises. Ce texte décrit les deux principaux axes de recherche développés à l'INRA dans ce domaine, à savoir le contrôle de la survie prénatale et la recherche de gènes individuels expliquant les écarts de performances entre les races Meishan et Large White.

1 / Sélection sur les composantes de la taille de la portée

La taille de la portée à la naissance est le résultat d'une série d'événements qui vont de la maturation des gamètes jusqu'à la naissance de porcelets viables : ovulation, fertilisation, développement embryonnaire et fœtal. Le taux de fertilisation est en général proche de 100 % chez le porc et contribue peu aux variations de la prolificité des truies. Celles-ci dépendent donc essentiellement des variations de taux d'ovulation et de survie des embryons ou des fœtus.

Le taux d'ovulation (TO) est nettement plus héritable que la taille de la portée à la naissance (TPN) ($h^2 = 0,30$ contre 0,10 ; Blasco *et al* 1993) et peut aisément être augmenté par sélection, comme l'ont montré deux expériences de sélection réalisées au Nebraska (Lamberson *et al* 1991) et en France (Bidanel *et al* 1996a). Mesurable dès la puberté, le taux d'ovulation pourrait donc présenter un intérêt en tant que critère indirect de sélection pour la prolificité. Malheureusement, l'accroissement de TO a été accompagné, dans les deux expériences, par une détérioration de la survie prénatale (SP) et, au final, par une amélioration de TPN nettement inférieure aux valeurs prédites.

Réalisée avec succès chez la souris (Bradford 1969), une sélection sur la survie prénatale n'a été expérimentée que très récemment

chez le porc (Bidanel *et al* 1996a). Les résultats de cette expérimentation réalisée à l'INRA mettent en évidence l'existence d'une variabilité génétique de SP. Son héritabilité n'est toutefois pas supérieure à celle de TPN, de sorte que l'efficacité d'une sélection sur SP n'est pas supérieure à celle d'une sélection directe sur TPN.

Partant du constat qu'une sélection sur TPN se traduisait par une détérioration de la survie prénatale, Johnson *et al* (1984) ont émis l'hypothèse qu'une sélection sur un indice combinant TO et SP pouvait, dans certaines situations, s'avérer plus efficace qu'une sélection directe sur TPN. La vérification de cette hypothèse a fait l'objet de travaux théoriques et expérimentaux chez la souris et le porc. Une des difficultés à résoudre consistait à modéliser les relations non linéaires existant entre TO, SP et TPN de façon à pouvoir prédire de façon correcte les réponses à une sélection sur ces caractères. Après avoir proposé deux modèles permettant de décrire de façon satisfaisante ces liaisons, Pérez-Enciso *et al* (1996) ont comparé par simulation l'efficacité d'une sélection sur indice $I(\text{TO}, \text{SP})$ à celle d'une sélection directe sur TPN. Leurs résultats montrent clairement qu'une sélection sur indice présente en général peu d'intérêt par rapport à une sélection directe sur TP. Ces conclusions sont en accord avec les résultats expérimentaux obtenus au Nebraska (Casey *et al* 1994).

Notant que l'augmentation de TO dans l'expérience de sélection du Nebraska s'accompagnait d'un accroissement de la mortalité fœtale, Christenson *et al* (1987) ont quant à eux proposé de sélectionner les femelles sur une mesure indirecte de leur efficacité utérine (EU = nombre maximum de produits qu'une femelle est apte à conserver jusqu'au terme de la gestation), à savoir le nombre de produits nés d'une femelle ayant subi une « hémihystéro-ovariectomie ». L'ablation d'une corne utérine et d'un ovaire réduit l'espace utérin disponible tout en maintenant un taux d'ovulation comparable à celui d'une femelle non opérée, et permet ainsi de mesurer EU. Des expériences de sélection sur EU chez la souris et la lapine ont permis d'accroître de façon significative EU et TPN chez des femelles non opérées, mais sans démontrer la supériorité de cette stratégie sur une sélection directe sur TPN (Kirby et Nielsen 1993, Argente *et al* 1997).

De même, une augmentation significative de TPN est obtenue par Robison *et al* (1994) dans une expérience de sélection sur le taux circulant de testostérone, mais sans comparaison de l'efficacité relative de ce critère indirect par rapport à une sélection directe sur TPN.

Tableau 1. Principaux gènes majeurs et locus à effets quantitatifs affectant la taille de la portée et ses composantes localisés chez le porc.

Chromosome	Caractères	Localisation probable	Référence
1	Taille de la portée	Région du locus ESR	Rothschild <i>et al</i> 1996
6	Taille de la portée	Locus du groupe sanguin H	Jensen <i>et al</i> 1968
7	Taux d'ovulation	SLA-S0102	Bidanel <i>et al</i> 1998
8	Taux d'ovulation	Sw790	Rahtje <i>et al</i> 1997
	Nombre d'embryons	S0225-Sw1551	Bidanel <i>et al</i> 1998
17	Taille de la portée	Récepteur à la mélatonine	Ollivier <i>et al</i> 1997

Dans l'état actuel de nos connaissances, aucun des critères indirects de sélection pour la prolificité étudiés jusqu'à présent n'apparaît donc clairement plus efficace qu'une sélection directe sur TPN.

2 / Mise en évidence et sélection de gènes à effets individuels importants

Le développement récent de cartes génétiques couvrant de façon exhaustive le génome du porc (Ellegren *et al* 1994, Archibald *et al* 1995, Rohrer *et al* 1994 et 1996) permet désormais d'envisager une recherche systématique des gènes à effets individuels importants sur les caractères d'intérêt économique (ces gènes sont souvent désignés par le sigle QTL, abréviation du terme anglais « Quantitative Trait Locus »). Les principes généraux d'une telle recherche ont été présentés dans un article précédent (Bidanel *et al* 1996b). Des programmes de recherche de QTL ont été mis en place ces dernières années dans plusieurs pays, le plus souvent dans des populations issues de croisements entre des races ou espèces phénotypiquement très différentes (Large White et Meishan, Large White ou Piétrain et Sanglier). Ainsi, l'INRA développe depuis 1991 un programme important de recherche de QTL dans une population F2 Meishan x Large White. Des programmes de recherche de QTL sur des populations en ségrégation ont également été menés en utilisant notamment des expériences de sélection et/ou le typage d'individus extrêmes (Ollivier *et al* 1997).

Les premiers résultats de ces expérimentations voient le jour depuis trois ans. Si l'on inclut les résultats anciens relatifs aux effets du groupe sanguin H (Jensen *et al* 1968), cinq régions chromosomiques affectant la taille de la portée ou ses composantes ont actuellement été mises en évidence sur les chromosomes 1, 6, 7, 8 et 17 (tableau 1). Les effets de ces QTL sont relativement importants, avec des effets de substitution allélique variant entre 0,75 et 3 corps jaunes, embryons ou porcelets. On peut en particulier noter que la région du chromosome 8 concernée est la région homologue de celle du chromosome 6 ovin où a été localisé le locus *Fec^B* (ou « Booroola ») qui présente un effet majeur sur le taux d'ovulation dans cette espèce.

L'intérêt d'une prise en compte de l'information sur des gènes à effets individuels dans les schémas d'amélioration génétique a fait l'objet de nombreux travaux théoriques ces dernières années. On peut notamment envisager d'introduire un allèle favorable dans une population qui en est dépourvue (on parle alors d'introgession) ou réaliser une sélection lorsqu'il y a ségrégation au QTL. L'introgession ou la sélection se fera directement sur le génotype des individus au QTL lorsque celui-ci est connu ou à partir de leur génotype pour des marqueurs flanquants dans le cas, en pratique le plus fréquent, où le génotype au QTL n'est pas accessible. On parle alors d'introgession ou de sélection assistées par marqueurs (Bidanel *et al* 1996b). En pratique, l'intérêt d'une prise en compte de l'information sur des QTL dans un programme d'amélioration génétique sera fonction de nombreux facteurs comme le polymorphisme aux QTL dans les populations concernées, l'importance de leurs effets sur les différents caractères d'intérêt économique et la fiabilité avec laquelle le génotype des animaux aux QTL est estimé. Cet intérêt est également d'autant plus grand que de l'efficacité des méthodes classiques de sélection est réduite. En particulier, comme l'illustrent les résultats du tableau 2, l'intérêt potentiel de la prise en compte de l'information sur des QTL est plus élevé pour les caractères à faible héritabilité tels que la taille de la portée chez le porc. Des études complémentaires restent toutefois nécessaires afin de comparer l'efficacité de ces

Tableau 2. Proportion R de la variance génétique additive expliquée par un QTL nécessaire pour accroître de 25 % l'efficacité d'une sélection utilisant l'information sur le QTL par rapport à une sélection sur performances uniquement (d'après Smith 1967).

Caractère	Gain moyen quotidien	Surface du muscle long dorsal	Taille de la portée
Héritabilité	0,4	0,4	0,1
Méthode de sélection sur performances	individuelle	moyenne de 3 collatéraux de portée	moyenne des 2 premières portées de la mère
Proportion donnant un gain de 25% de réponse à la sélection			
Sélection sur le QTL	0,62	0,17	0,07
Sélection sur performances + QTL	0,20	0,09	0,02

méthodes par rapport à une sélection utilisant des indices de type « BLUP - modèle animal », nettement plus efficace que les méthodes de sélection sur performances utilisées dans le tableau 2.

Références

- Archibald A.L. *et al*, 1995. The PiGMaP consortium linkage map of the pig (*Sus scrofa*). Mammalian Genome, 6, 157-175.
- Argente M.J., Santacreu M.A., Climent A., Bolet G., Blasco A., 1997. Divergent selection for uterine capacity in rabbits. J. Anim. Sci., 75, 2350-2354.
- Bidanel J.P., Blasco A., Dando P., Gogué J., Lagant H., 1996a. Résultats de quatre générations de sélection pour le taux d'ovulation et la survie prénatale chez des porcs de race Large White. Journées Rech. Porcine en France, 28, 1-8.
- Bidanel J.P., Bonneau M., Chardon P., Elsen J.M., Gellin J., Le Roy P., Milan D., Ollivier L., 1996b. Etablissement et utilisation de la carte génétique porcine. INRA Prod. Anim., 9, 299-310.
- Bidanel J.P., Milan D., Chevalet C., Woloszyn N., Bourgeois F., Caritez J.C., Gruand J., Le Roy P., Bonneau M., Lefaucheur L., Mourot J., Prunier A., Désautés C., Mormède P., Renard C., Vaiman M., Robic A., Gellin J., Ollivier L., 1998. Détection de locus à effets quantitatifs dans le croisement entre les races porcines Large White et Meishan. Dispositif expérimental et premiers résultats. Journées Rech. Porcine en France, 30, 117-125.
- Blasco A., Bidanel J.P., Bolet G., Haley C.S., Santacreu M.A., 1993. The genetics of prenatal survival of pigs and rabbits : a review. Livest. Prod. Sci., 37, 1-21.
- Bradford G.E., 1969. Genetic control of ovulation rate and embryo survival in mice. I - Response to selection. Genetics, 61, 905-921.
- Casey D., Rathje T.A., Johnson R.K., 1994. Second thoughts on selection for components of reproduction in swine. In : Proc. 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 17, 315-318.
- Christenson R.K., Leymaster K.A., Young L.D., 1987. Justification of unilateral hysterectomy-ovariectomy as a model to evaluate uterine capacity in swine. J. Anim. Sci., 65, 738-744.
- Ellegren H., Chowdhary B., Johansson M., Andersson L., 1994. A primary linkage map of the porcine genome reveals a low rate of recombination. Genetics, 137, 1089-1100.
- Jensen E.L., Smith C., Baker L.N., Cox D.F., 1968. Quantitative studies on blood group and serum protein systems in pigs. II. - Effects on production and reproduction. J. Anim. Sci., 27, 856-862.
- Johnson R.K., Zimmerman D.R., Kittok R.J., 1984. Selection for components of reproduction in swine. Livest. Prod. Sci., 11, 541-558.
- Kirby Y.K., Nielsen M.K., 1993. Alternative methods of selection for litter size in mice : III. Response to 21 generations of selection. J. Anim. Sci., 71, 571-578.
- Lamberson W.R., Johnson R.K., Zimmerman D.R., Long T.E., 1991. Direct responses to selection for increased litter size decreased age at puberty, or random selection following selection for ovulation rate in swine. J. Anim. Sci., 69, 3129-3143.
- Ollivier L., Messer L.A., Rothschild M.F., Legault C., 1997. The use of selection experiments for detecting quantitative trait loci. Genetical Research, 69, 227-232.
- Pérez-Enciso M., Bidanel J.P., Baquedano I., Noguera J.L., 1996. A comparison of alternative genetic models for litter size in pigs. Anim. Sci., 63, 255-264.
- Rathje T.A., Rohrer G.A., Johnson R.K., 1997. Evidence for quantitative trait loci affecting ovulation rate in pigs. J. Anim. Sci., 75, 1486-1494.
- Robison O.W., Lubritz D., Johnson B., 1994. Realized heritability estimates in boars divergently selected for testosterone levels. J. Anim. Breed. Genet., 111, 35-42.
- Rohrer G.A., Alexander L.J., Keele J.W., Smith T.P.L., Beattie C.W., 1994. A microsatellite linkage map of the porcine genome. Genetics, 136, 231-245.
- Rohrer G.A., Alexander L.J., Hu Z., Smith T.P.L., Keele J.W., Beattie C.W., 1996. A comprehensive map of the porcine genome. Genome Res., 6, 371-391.
- Rothschild M.F., Jacobson C., Vaske D.A., Tuggle C., Wang L., Short T., Eckardt G., Sasaki S., Vincent A., McLaren D.G., Souwthwood O., van der Steen H., Mileham A., Plastow G., 1996. The Estrogen Receptor locus is associated with a major gene influencing litter size in pigs. Proc. Nat. Acad. Sci. (USA), 93, 201-205.
- Smith C., 1967. Improvement of metric traits through specific genetic loci. Anim. Prod., 9, 349-358.

Contrôle du taux d'ovulation chez la truie : l'apport des modèles hyperprolifériques

Parmi les nombreuses composantes de la productivité numérique (nombre de porcelets sevrés par truie et par an), la prolificité, ou taille de la portée à la naissance, est devenue un critère prioritaire de sélection. La prolificité dépend de deux facteurs principaux :

d'une part le nombre d'ovulations (qui en fixe la limite supérieure) et d'autre part la mortalité embryonnaire et fœtale. Une prolificité élevée peut donc être obtenue via une augmentation du nombre d'ovulations sans réduction de la mortalité embryonnaire (cas de la

M.A. DRIANCOURT,
F. MARTINAT-BOTTÉ,
M. TERQUI

INRA Physiologie
de la reproduction
des mammifères
domestiques,
37380 Nouzilly

lignée hyperprolifique Large White (LWh) : Bolet *et al* 1986), ou via une réduction de la mortalité embryonnaire sans altération du nombre d'ovulations (cas des truies chinoises : Bazer *et al* 1988a et b).

Les truies hyperprolifiques constituent un modèle d'analyse original des mécanismes et facteurs de contrôle du nombre d'ovulations. Parallèlement au développement du modèle hyperprolifique en France (Legault *et al* 1981, Bolet *et al* 1986), une lignée sélectionnée sur le taux d'ovulation a été créée aux USA (Cunningham *et al* 1979) (Nebraska selection line). Les caractéristiques de fonctionnement de l'axe hypothalamus-hypophyse-ovaire de ces 2 lignées sont détaillées dans ce texte et comparées chaque fois que cela est possible.

1 / Prolificté et taux d'ovulation dans les 2 modèles

Lors de la caractérisation initiale des truies hyperprolifiques (LWh) (Bolet *et al* 1986), celles-ci (truies multipares après 3 portées) présentaient environ 5 ovulations supplémentaires par rapport à la lignée LW témoin. La taille de la portée était accrue d'un porcelet environ, ceci en raison d'une mortalité embryonnaire accrue (LWh : 41 % vs LW : 26 %).

Ces résultats ont été confirmés dans une étude réalisée à l'INRA de Nouzilly pendant la période 1990-1993 sur 15 truies LWh et 15 truies LW, de poids identique (LWh : 223 ± 2,4 vs LW : 219 ± 3,1 kg) et de parité identique (LWh : 5,3 ± 0,3 vs LW : 5,7 ± 0,5 portées). Les distributions des nombres d'ovulations chez ces femelles sont présentées sur la figure 1a. Le nombre moyen d'ovulations est significativement ($P < 0,01$) augmenté chez les LWh (21,8 ± 1,3) par rapport aux LW (16,1 ± 0,7).

Les médianes de la fréquence du nombre d'ovulations se situent entre 15 et 18 ovulations chez les LW et entre 20 et 25 chez les LWh. Dans la population hyperprolifique, 3 truies avec des taux d'ovulation exceptionnels ont été identifiées (26, 27 et 33 ovulations). Cette supériorité ovulatoire des truies hyperprolifiques est déjà présente chez de jeunes truies nullipares (figure 1b). Chez celles-ci, un accroissement (+ 4 environ) du nombre d'ovulations et la présence d'individus exceptionnellement ovulants (jusqu'à 52 ovulations) sont également détectés.

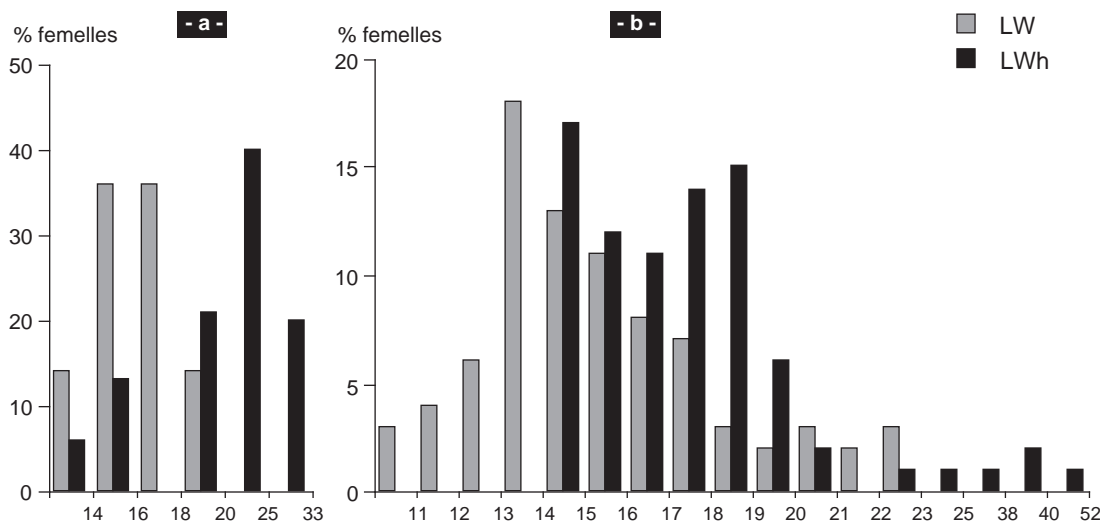
Notons enfin que, dans la population « Nebraska selection line », après 9 générations de sélection, une supériorité de cette lignée de 3,7 corps jaunes par rapport à la lignée témoin est observée (Cunningham *et al* 1979)

2 / Caractérisation de la fonction ovarienne chez les Large White hyperprolifiques

Au niveau ovarien, deux types de stratégies peuvent générer un nombre d'ovulations plus élevé : soit une folliculogénèse quantitativement plus abondante quelles que soient les classes de taille considérées (cas de la brebis Romanov), soit une altération de la cinétique de développement et de maturation des follicules pendant la phase folliculaire (intervalle régression du corps jaune-ovulation) (cas des brebis Booroola et Finnoises). Ces deux possibilités ont été testées chez la truie hyperprolifique (Driancourt et Terqui 1996).

Dans une première étude, l'ensemble des follicules à antrum (> 0,2 mm de diamètre) a été comparé dans les deux ovaires prélevés au stade préovulatoire chez 6 truies LWh et 6 truies LW. Les paramètres mesurés comprenaient les nombres de follicules pour des

Figure 1. Distribution des taux d'ovulation chez : (a) une petite population ($n = 15$ par génotype) de truies Large White (LW) et hyperprolifiques (LWh) multipares (b) une population importante de LW et LWh nullipares ($n = 156$ et 134 respectivement).



classes de taille déterminées, leur qualité (atrétique ou non) et les caractéristiques des plus gros follicules (taille, nombre de cellules de granulosa...). Les résultats concernant les nombres de follicules (tableau 1), ne montrent aucune différence entre les nombres de follicules totaux dans l'ovaire, leur atrésie et le nombre de follicules (sains ou atrétiques) dans des classes de tailles pré-définies. Il est donc clair que l'hyperprolificité des truies LWh n'est pas liée à une folliculogénèse plus abondante. Cette étude a également mis en évidence la similitude de taille des follicules préovulatoires et du nombre de cellules de granulosa (LWh : $2,9 \pm 0,2 \times 10^6$ vs LW : $2,7 \pm 0,1 \times 10^6$) dans les 2 lignées.

Dans une seconde étude, la cinétique de croissance des follicules ovulatoires a été étudiée dans chaque lignée par abattage de 5 truies de chaque génotype à chacun des stades suivants : J1, J3 et J5 après la fin d'un traitement de synchronisation au Regumate. Les résultats rapportés dans le tableau 2 mettent en évidence une cinétique de croissance des follicules ovulatoires originale chez les LWh. En effet, si à J3 dans la lignée LW, le nombre de gros follicules (5 à 7 mm) est égal au nombre d'ovulations moyen de cette lignée, il ne dépasse pas 17 chez les LWh dont le taux d'ovulation moyen est 22. Cinq futur follicules ovulatoires sont encore de taille réduite (entre 3,5 et 5 mm) à J3 chez les LWh. A J5, tous les futurs follicules préovulatoires sont de taille supérieure à 5 mm mais une plus forte proportion d'entre eux est supérieure à 7 mm chez les LW par rapport aux LWh (75 vs 25 %). La cinétique de croissance des follicules ovulatoires est donc altérée chez les LWh, du fait d'une période d'apparition des follicules

Tableau 1. Nombre de follicules par classe de taille (classe 1 : 0,19 à 0,36 mm, classe 2 : 0,37 à 0,62 mm, classe 3 : 0,63 à 1,12 mm, classe 4 : 1,13 à 2 mm, classe 5 : 2 à 3,56 mm, classe 6 : > 3,57 mm) dans des ovaires de truies hyperprolifiques ou Large White obtenus au stade préovulatoire.

	Hyperprolifique (n = 6)	Large White (n = 6)
Nombre total de follicules à antrum	646 ± 105	456 ± 38
% d'atrésie	62,0 ± 2,7	66,7 ± 3,4
Follicules sains dans		
- classe 1	25,1 ± 8,4	10,1 ± 3,6
- classe 2	231,3 ± 35,0	158,3 ± 23,0
- classe 3	121,0 ± 31,0	106,0 ± 12,0
- classe 4	5,5 ± 3,0	12,0 ± 6,0
- classe 5	0	0
- classe 6	23,1 ± 2,4	18,8 ± 0,9
Follicules atrétiques dans		
- classe 2	72,0 ± 13,0	39,0 ± 10,0
- classe 3	142,0 ± 37,0	79,0 ± 6,5
- classe 4	25,0 ± 7,0	25,0 ± 1,0
- classe 5	3,3 ± 1,8	3,7 ± 1,7

Aucune différence n'est significative.

Tableau 2. Changements dans les nombres de follicules petits (1 à 3,5 mm), moyens (3,6 à 5 mm), gros (5,1 à 7 mm) et très gros (plus de 7,1 mm) chez les truies Large White et hyperprolifiques au cours de la phase folliculaire (Driancourt et Terqui 1996).

	Hyperprolifique	Large White
J1		
Total	74,0 ± 4,1	67,6 ± 6,8
Petits	53,8 ± 4,4	39,8 ± 8,3
Moyens	17,8 ± 2,8	21,0 ± 2,8
Gros	2,4 ± 1,2	6,4 ± 2,1
Très Gros	0	0
J3		
Total	50,2 ± 5,2	49,2 ± 5,5
Petits	21,0 ± 5,0	20,0 ± 5,0
Moyens	12,0 ± 2,2	11,4 ± 2,1
Gros	17,2 ± 2,1	18,0 ± 1,6
Très Gros	0	0,2 ± 0,2
J5		
Total	30,6 ± 1,6	29,8 ± 2,8
Petits	8,0 ± 2,2	4,8 ± 1,0
Moyens	1,6 ± 0,5	4,2 ± 1,1
Gros	18,2 ± 2,0	4,8 ± 1,0
Très Gros	6,0 ± 1,6	12,8 ± 1,3

ovulatoires plus étalée dans le temps (de J1 à J5 chez les LWh, seulement de J1 à J3 chez les LW).

Dans la lignée « Nebraska selection line », des conclusions très proches ont été obtenues : pas de différences dans la population folliculaire, cinétique de développement des follicules ovulatoires modifiée (Kelly *et al* 1988a, Vatzias *et al* 1991).

Dans un dernier volet de cette étude, la maturation (mesurée par l'aptitude des follicules à produire de l'œstradiol et de la testostérone *in vitro*) des follicules obtenus à J1, J3 et J5 dans les 2 lignées a été comparée (Driancourt et Terqui 1996). Les résultats, présentés au tableau 3, concernent 70 et 78 follicules de LWh et LW à J1, 94 et 94 follicules de LWh et LW à J3 ainsi que 83 et 88 follicules de LWh et LW à J5, jugés sains au vu de la production de stéroïdes. Pour la taille folliculaire, un effet stade de la phase folliculaire ($P < 0,01$) et un effet génotype ($P < 0,01$) ont été mis en évidence. A J3 et à J5, les follicules sains sont plus petits ($P < 0,01$) chez les LWh que chez les LW. En ce qui concerne la production de testostérone, seul un effet stade de la phase folliculaire a été mis en évidence. En revanche, la comparaison des productions d'œstradiol a permis d'identifier un effet stade ($P < 0,01$), ainsi qu'un effet génotype ($P < 0,05$) car, à J3 et à J5, la production d'œstradiol des follicules de LWh est supérieure à celle des follicules de LW. La supériorité de la production d'œstradiol chez les LWh, alors que la quantité de pré-curseurs (testostérone) est identique dans les 2 lignées, suggère que l'aromatase (enzyme

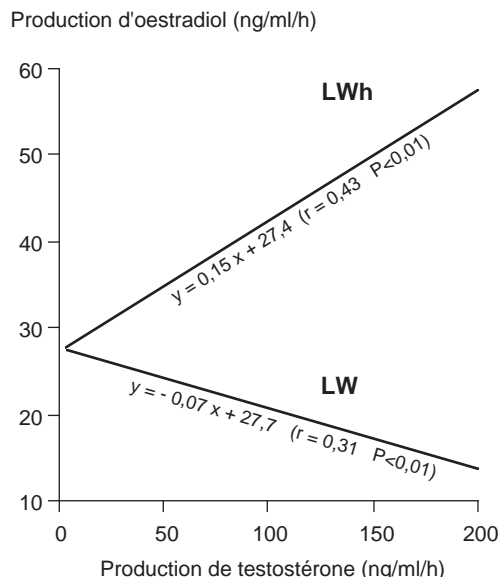
Tableau 3. Moyennes des moindres carrés de la taille et de la stéroïdogénèse folliculaire pour les follicules de truies Large White et hyperprolifiques à 3 stades de la phase folliculaire (Driancourt et Terqui 1996).

	Hyperprolifique	Large White
Taille (mm)		
J1	4,71 ± 0,103	4,89 ± 0,065 ^a
J3	5,58 ± 0,059 ^a	5,88 ± 0,058 ^c
J5	6,79 ± 0,056 ^a	7,54 ± 0,06 ^c
Testostérone (ng/ml)		
J1	1,58 ± 2,98	1,35 ± 1,88
J3	22,10 ± 2,94	18,00 ± 1,62
J5	48,90 ± 1,60	66,20 ± 1,70
Oestradiol (ng/ml)		
J1	2,0 ± 1,2	1,1 ± 0,8
J3	12,2 ± 1,2 ^a	9,9 ± 0,7 ^b
J5	33,4 ± 0,6 ^a	22,1 ± 0,7 ^c

Les différences entre lignées sont significatives à $P < 0,1$ (a vs b) ou $P < 0,01$ (a vs c).

convertissant les androgènes en œstradiol) est plus abondante dans les follicules de LWh lorsqu'ils atteignent une taille ovulatoire. Une telle conclusion est manifeste à l'examen de la figure 2 où, quelles que soient les concentrations de testostérone disponibles, les follicules de Lwh produisent plus d'œstradiol. En conclusion, en période préovulatoire, les follicules de truies LWh sont caractérisés par une concentration d'aromatase (dans la granulosa et/ou la thèque) augmentée et par un nombre de cellules de granulosa identique à celui des follicules de LW témoin. Cette situation est très différente de la situation observée chez les brebis porteuses du gène Booroola pour lesquelles la taille et le nombre de cellules de granulosa sont fortement réduits (d'au moins

Figure 2. Régressions reliant production d'œstradiol et production de testostérone chez des truies Large White (LW) et hyperprolifiques (LWh).



50 %) chez les porteuses et l'aromatase n'est pas affectée (Montgomery *et al* 1992).

3 / Pourquoi les truies LWh ovulent-elles plus que les LW

Chez la truie, la croissance folliculaire à partir d'environ 2 mm est totalement dépendante des hormones gonadotropes (Kraeling *et al* 1990, Driancourt *et al* 1995). De plus, les expériences d'ablation et/ou de supplémentation ont permis d'identifier une phase FSH dépendante (2 à 4 mm) suivie d'une phase LH dépendante (4 à 8 mm) au cours de la croissance vers l'ovulation des follicules (Guthrie *et al* 1990, Driancourt *et al* 1995). L'importante de la sécrétion de LH pour la fin de la croissance ovulatoire est encore soulignée par les observations montrant (1) une réponse supérieure à LH (par rapport à FSH) mesurée par la production d'AMP cyclique par les cellules de la granulosa (Guthrie *et al* 1993) et (2) l'absence d'ARNm codant pour le récepteur à FSH dans la granulosa des follicules de grande taille (= 7 mm) (Yuan *et al* 1996).

La mesure des niveaux de FSH et de ceux de LH (incluant particulièrement l'analyse de la pulsativité de la LH) constitue donc une étape incontournable de la réflexion sur le contrôle du nombre d'ovulation chez les porcins. Elle n'a jamais été réalisée par une comparaison LWh vs LW. Cependant, cette question a été partiellement abordée chez les truies « Nebraska sélection line » (Kelly *et al* 1988b). Les niveaux moyens de FSH et de LH dans les 48 heures qui précèdent le pic de LH sont identiques chez les truies de la lignée sélectionnée et chez les témoins. La pulsativité de la LH pendant cette période, ainsi que les niveaux de FSH et LH en début de phase folliculaire n'ont pas été mesurés. Une caractérisation des profils d'hormones gonadotropes dans les lignées LWh et LW doit donc être réalisée. Si une supériorité des niveaux de FSH et/ou de LH est observée chez les LWh, la vérification d'un lien de cause à effet entre ces niveaux et l'augmentation du nombre d'ovulations devra être faite en développant un modèle dans lequel la croissance folliculaire est bloquée par un antagoniste de LHRH et ré-induite par des niveaux contrôlés de FSH et LH.

Cette hypothèse « gonadotrope » n'est cependant pas la seule susceptible d'expliquer une élévation du nombre d'ovulations. Ainsi chez les brebis Finnoises d'une lignée haute sélectionnée sur un taux d'ovulation élevé (4 ovulations au lieu de 2,5 chez la lignée témoin), les concentrations de FSH sont identiques à celles mesurées dans la lignée témoin (Adams *et al* 1988).

Trois types de mécanismes (au moins !) sont susceptibles d'expliquer une meilleure efficacité au niveau ovarien du signal gonadotrope.

L'amplification par l'œstradiol de la réponse ovarienne à LH et FSH

Chez la ratte, en effet, Richards (1980) a montré que l'œstradiol potentialisait l'action de FSH sur l'induction des récepteurs à LH sur la granulosa. De plus, chez la ratte, l'œstradiol exerce un effet protecteur sur l'atrésie induite par l'ablation des hormones gonadotropes après hypophysectomie (Billig *et al* 1993). Les résultats obtenus chez la truie par Veldhuis *et al* (1982) suggèrent que l'œstradiol pourrait avoir un effet identique. La production d'œstradiol plus élevée des follicules de truies LW_h dès J3 pourrait alors avoir un effet favorisant la différenciation des récepteurs à LH des follicules les plus petits dans le groupe de follicules ovulatoires.

Des interactions paracrines (entre tissus constitutifs du follicule) ou autocrines (intra-tissu) altérées

Les candidats (protéines, facteurs de croissance) et les altérations possibles sont extrêmement nombreux. Seuls quelques exemples confortant la validité de cette hypothèse sont présentés ci-dessous :

- l'ovocyte est capable de moduler la production d'œstradiol induite par FSH chez la souris (Vanderhyden *et al* 1993). Notons également que la croissance et la maturation oocytaires sont affectées par la présence du gène *FecB Booroola* (Cognié *et al* 1998). La démonstration d'une telle régulation reste néanmoins à effectuer chez les porcins ;

- un tissu (la granulosa) produit une protéine ou un facteur de croissance qui amplifie l'action de FSH sur ce même tissu. Par exemple, sur des cellules de granulosa de primates, Hillier et Miro (1992) ont montré que l'activine (dimère $\beta\beta$ d'une sous-unité de l'inhibine) potentialisait l'action inductrice de FSH sur l'aromatase, et qu'au cours de la croissance vers l'ovulation, les follicules perdraient progressivement leur aptitude à produire de l'activine de façon synchrone de l'acquisition de l'aptitude à produire de l'inhibine. Des informations sur la famille inhibine/activine dans l'ovaire de truie ne sont pas disponibles, mais une altération de la dynamique de production de l'inhibine et de l'activine chez les LW_h par rapport aux LW est un des mécanismes pouvant expliquer l'altération de la cinétique du développement des follicules ovulatoires observée chez les LW_h.

Un autre exemple de régulation autocrine, caractérisé au moins partiellement chez les porcins, concerne la famille des « Insulin like Growth factors » (IGF1 et IGF2) et de leurs protéines de liaison (IGF BP). L'ovaire de truie, et particulièrement la granulosa des follicules sains, est capable de synthétiser les ARNm des IGF1 et IGF2 ainsi que ceux d'IGF BP2 et BP4 (Zhou *et al* 1996). De plus, l'IGF1 et au moins 5 protéines de liaison sont présents dans le fluide folliculaire porcine (Howard et Ford 1992). Au cours de la croissance ovulatoire, les quantités d'IGF BP présentes dans le fluide folliculaire diminuent

(Howard et Ford 1992), augmentant ainsi la biodisponibilité de l'IGF1. Comme l'IGF1 exerce un effet amplificateur de l'action de FSH sur la granulosa et de LH sur la thèque, un tel mécanisme peut moduler localement l'action des hormones gonadotropes. Les profils de protéines de liaison des IGF chez les LW_h n'ont, pour l'instant, pas été comparés à ceux des LW.

Une meilleure efficacité de la distribution à l'ovaire des hormones gonadotropes

L'approvisionnement folliculaire en nutriments et hormones dépend essentiellement de deux facteurs : d'une part la microvascularisation de chaque follicule, un paramètre contrôlé par deux facteurs de croissance (FGF, Fibroblast Growth Factor, VEGF Vascular Endothelial Growth Factor) ; d'autre part, l'existence de systèmes locaux de recirculation au niveau du pédicule de l'ovaire (Kzymowski *et al* 1982).

Une vascularisation plus efficace des follicules ou de l'ovaire chez les truies LW_h pourrait alors améliorer l'utilisation ovarienne des hormones gonadotropes.

Conclusion

Le bilan des données accumulées sur les modèles génétiques de l'hyperovulation chez les porcins montre qu'il existe, à l'heure actuelle, beaucoup plus d'hypothèses que de certitudes. Une conclusion claire émerge cependant : dans le modèle hyperprolifique, des altérations dans la sensibilité de l'axe hypothalamo-hypophysaire au feedback négatif des stéroïdes et de l'œstradiol doivent exister pour contrebalancer la production accrue d'œstradiol (résultat de la synergie entre un nombre de follicules augmenté et une production d'œstradiol par follicule également augmentée). La fonction de l'ensemble de l'axe hypothalamus-hypophyse-ovaire est donc sans doute modifiée chez les LW_h.

La caractérisation fine des mécanismes (endocriniens ou ovariens) produisant l'augmentation du nombre d'ovulations chez les LW_h devra être réalisée. Cependant, pour que cette caractérisation soit fructueuse, une population témoin doit être identifiée. Faut-il alors comparer les femelles à taux d'ovulation exceptionnel (plus de 25 ovulations) aux autres ? Faut-il pratiquer une sélection divergente chez les LW_h ?

Références

Adams T.E., Quirke J.F., Hanrahan J.P., Adams B.M., Watson J.G., 1988. Gonadotropin secretion during the periovulatory period in Galway and Finn ewes selected for high ovulation rate. *J. Reprod. Fert.*, 83, 575-583.

- Bazer F.W., Thatcher W.W., Martinat-Botté F., Terqui M., 1988a. Conceptus development in Large White and prolific Chinese Meishan pigs. *J. Reprod. Fert.*, 84, 37-44.
- Bazer F.W., Thatcher W.W., Martinat-Botté F., Terqui M., 1988b. Sexual maturation and morphological development of the reproductive tract in Large White and prolific Chinese Meishan pigs. *J. Reprod. Fert.*, 83, 723-730.
- Billig H., Furuta I., Hsueh A.J.W., 1993. Estrogens inhibit and androgen enhance ovarian granulosa cell apoptosis. *Endocrinology*, 133, 2204-2212.
- Bolet G., Martinat-Botté F., Locatelli A., Gruard J., Terqui M., Berthelot F., 1986. Components of prolificacy in hyperprolific Large White sows compared with the Meishan and Large White breeds. *Genet. Sel. Evol.*, 18, 333-342.
- Cognié Y., Benoit F., Poulin N., Khatir H., Driancourt M.A., 1998. Oocyte function in sheep ; effect of follicle size and of the FecB Booroola gene. *J. Reprod. Fert.*, 112, 379-386.
- Cunningham P.J., England M.E., Young L.D., Zimmerman D.R., 1979. Selection for ovulation rate in swine ; correlated response in litter size and weight. *J. Anim. Sci.*, 48, 509-517.
- Driancourt M.A., Terqui M., 1996. Follicular growth and maturation in hyperprolific and Large White sows. *J. Anim. Sci.*, 74, 2231-2238.
- Driancourt M.A., Locatelli A., Prunier A., 1995. Effects of gonadotrophin deprivation on follicular growth in gilts. *Reprod. Nutr. Dev.*, 35, 663-673.
- Guthrie H.D., Bolt D.J., Cooper B.S., 1990. Effects of gonadotropin treatment on ovarian follicle growth and granulosa cell aromatase activity in prepuberal gilts. *J. Anim. Sci.*, 68, 3719-3726.
- Guthrie H.D., Bolt D.J., Cooper B.S., 1993. Changes in follicular oestradiol 17 β , progesterone and inhibin immunoactivity in healthy and atretic follicles during preovulatory maturation in the pig. *Dom. Anim. Endocr.*, 10, 127-140.
- Hillier S.G., Miro F., 1992. Relative effects of activin and inhibin on steroid hormone synthesis in primate granulosa cells. *J. Clin. Endocr. Metab.*, 75, 1556-1561.
- Howard H.J., Ford J.J., 1992. Relationship among concentrations of steroids, inhibin, IGF1 and IGF binding proteins during follicular development in weaned sows. *Biol. Reprod.*, 47, 193-201.
- Kelly C.R., Kopf J.D., Zimmerman D.R., 1988a. Characterization of antral follicle populations during the estrous cycle in pigs selected for ovulation rate. *J. Anim. Sci.*, 66, 1230-1235.
- Kelly C.R., Socha T.E., Zimmerman D.R., 1988b. Characterization of gonadotropic and ovarian steroid hormones during the periovulatory period in high ovulating select and control line gilts. *J. Anim. Sci.*, 66, 1462-1474.
- Kraeling R.R., Kesner J.S., Estienne M.J., Estienne C.E., Barb C.R., Rampacek G.B., 1990. Follicle growth in hypophysial stalk transected pigs given pulsatile GnRH and PMSG. *Dom. Anim. Endocr.*, 7, 395-402.
- Krzymoski T., Kotwica J., Stefanczyk S., Czarnocki J., Debek J., 1982. A sub-ovarian exchange mechanism for the countercurrent transfer of ovarian steroid hormones in the pig. *J. Reprod. Fert.*, 65, 457-465.
- Legault C., Gruard J., Bolet G., 1981. Résultats de l'utilisation en race pure et en croisement d'une lignée dite « hyperprolifère ». *Journées de la Recherche Porcine en France*, 13, 261-267. ITP, Paris.
- Montgomery G.W., McNatty K.P., Davis G.H., 1992. Physiology and molecular genetics of mutations that increase ovulation rate in sheep. *Endocrine Reviews*, 13, 309-328.
- Richards J.S., 1980. Maturation of ovarian follicles : actions and interactions of pituitary and ovarian hormones on follicular cell differentiation. *Phys. Rev.*, 60, 51-87.
- Vanderhyden B.C., Cohen J.N., Morley P., 1993. Mouse oocytes regulate granulosa cell steroidogenesis. *Endocrinology*, 133, 423-427.
- Vatzias G., Knox R., Naber C., Zimmerman D.R., 1991. Further characterization of changes in ovarian follicle populations during the follicular phase as affected by genetic selection for high ovulation rate in gilts. *J. Anim. Sci.*, 69 (suppl. 1), 432 (Abst).
- Veldhuis J.D., Klase P.A., Strauss J.F., Hammond J.M., 1982. The role of estradiol as a biological amplifier of the actions of follicle stimulating hormone : *in vitro* studies in swine granulosa cells. *Endocrinology*, 111, 144-151.
- Yuan W., Lucy M.C., Smith M.F., 1996. Messenger Ribonucleic acid for insulin like growth factors 1 and 2, IGFBP2, gonadotrophin receptors and steroidogenic enzymes in porcine follicles. *Biol. Reprod.*, 55, 1045-1054.
- Zhou J., Adesanya O.O., Vatzias G., Hammond J.M., Bondy C.A., 1996. Selective expression of Insulin-like Growth factor system components during porcine ovary follicular selection. *Endocrinology*, 137, 4893-4901.

M. TERQUI,
F. MARTINAT-BOTTÉ

INRA Station
de Physiologie
de la Reproduction
des Mammifères
Domestiques,
37380 Nouzilly

Mortalité embryonnaire et prolificité chez la truie

Une ovulation n'est pas obligatoirement associée à la naissance d'un jeune. En fait, celle-ci va dépendre de la survie embryonnaire (nombre d'embryons vivants à 30 jours de gestation par rapport au nombre d'ovulations) et de la survie fœtale (nombre de fœtus

ou de porcelets par rapport au nombre d'embryons). La survie embryonnaire est l'élément principal qui conditionne la taille de la portée et elle varie de façon importante. Ainsi, elle est de 66, 68 et 93 % respectivement chez les truies Large White, Large White hyperproli-

fique et Meishan (Terqui *et al* 1992 et résultats non publiés). Les facteurs qui affectent cette survie embryonnaire sont nombreux (Hochereau de Reviers *et al* 1997). On peut les regrouper en trois grandes catégories selon qu'ils agissent sur la qualité des gamètes au moment de la fécondation, le développement des embryons et les interactions entre ces embryons et l'environnement maternel. Parmi ces facteurs, le moment d'ovulation joue un rôle important car il peut affecter à la fois la qualité de l'ovocyte et celle des spermatozoïdes.

1 / Ovulation et qualité de l'ovocyte

1.1 / Méthodes de détection de l'ovulation

La visualisation de l'ovaire est possible par endoscopie (Signoret *et al* 1972, Brüßow *et al* 1990) et par échographie (Weitze *et al* 1989, Sæde *et al* 1992). Le suivi de la progestérone plasmatique peut être utilisé comme alternative à ces méthodes pour dater *a posteriori* le moment d'ovulation (Martinat-Botté *et al* 1995).

L'endoscopie suppose une anesthésie de la femelle. En revanche, l'échographie s'effectue de façon non invasive pour l'animal et permet de visualiser les follicules présents sur les ovaires et ainsi de déterminer le moment d'ovulation (Martinat-Botté *et al* 1998). Celui-ci correspond à l'heure de l'examen à laquelle on constate pour la première fois la disparition sur l'écran de l'échographe des taches noires ou follicules. L'échographie, par voie rectale, permet de compter les follicules et d'estimer ainsi la durée de l'ovulation. La détermination du moment d'ovulation par dosage de la concentration de progestérone est basée sur son augmentation dès l'ovula-

tion. Dans ce cas, le moment est défini comme étant celui qui correspond à la première valeur supérieure d'un écart type au niveau de base.

Toutes ces techniques supposent de réaliser plusieurs interventions (examens ou prélèvements de sang) pendant toute la durée de l'œstrus pour dater le moment de l'ovulation. La précision du moment d'ovulation déterminée par ces méthodes dépend de la fréquence à laquelle ces examens sont réalisés.

1.2 / Durée des ovulations

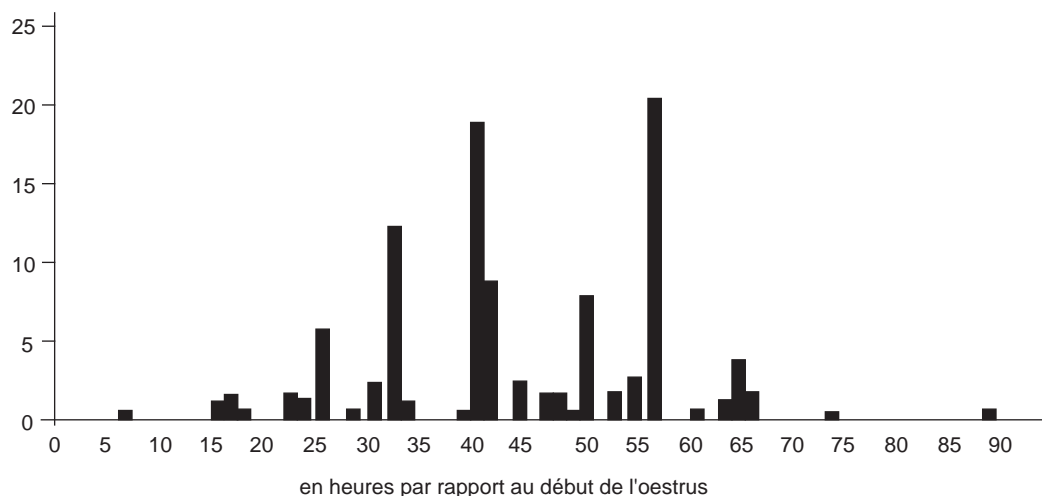
Il s'agit, pour un même animal, de la durée entre la première et la dernière ovulation. De grandes variations ont été décrites dans la littérature en ce qui concerne la durée de l'ovulation. Celle-ci est en moyenne de 3 à 4 heures (du Mesnil du Buisson *et al* 1970). L'intervalle entre la première et la dernière ovulation peut durer de moins d'une heure à 7 heures (Flowers et Esbenshade 1993). Ceci influera sur l'état de développement des embryons.

1.3 / Variabilité du moment d'ovulation

L'ovulation apparaît en moyenne 43 ± 13 heures après le début des chaleurs ; ces résultats ont été obtenus dans 5 élevages (Martinat-Botté *et al* 1997).

Des différences existent entre races. Ainsi, l'ovulation intervient en moyenne plus tôt après le début de l'œstrus chez les Large White (35 heures) par comparaison aux Meishan (45 heures, Terqui *et al* 1990). Cette différence de dix heures, en moyenne, dans les moments d'ovulation semble avoir des conséquences sur la qualité des ovocytes de Meishan. Une décharge préovulatoire de LH plus importante (Ellendorff *et al* 1988) et des niveaux plus élevés d'œstradiol dans les follicules (Hunter *et al* 1993) ont été décrits chez les Meishan. Ces faits contribuent sans doute

Figure 1. Variabilité de l'intervalle début œstrus-ovulation estimé par la montée de progestérone ($n = 198$, d'après Martinat-Botté *et al* 1997).



à une meilleure maturation des ovocytes de Meishan et à un développement précoce (stade 2 à 4 cellules) plus rapide de ces embryons (Terqui *et al* 1992).

Par ailleurs, chez des femelles croisées, l'ovulation commence à des moments très variables par rapport au début de l'œstrus : dans l'étude de Martinat-Botté *et al* (1997), la plus précoce fut observée à 6 heures et la plus tardive à 88 heures (figure 1).

Dans les élevages suivis, aucune relation significative n'a été trouvée entre le jour d'apparition de l'œstrus après le tarissement et la période d'ovulation. En effet, une variabilité importante du moment d'ovulation existe pour les différents jours (Martinat-Botté *et al* 1997). Par ailleurs, après un traitement progestatif (Régumate) pour synchroniser les œstrus chez la cochette, la variabilité du moment d'ovulation par rap-

port au début de l'œstrus est similaire à celle de femelles non traitées (Martinat-Botté *et al* 1995 et 1997).

1.4 / Conséquences du moment d'ovulation et d'insémination sur la fertilité et la taille de la portée

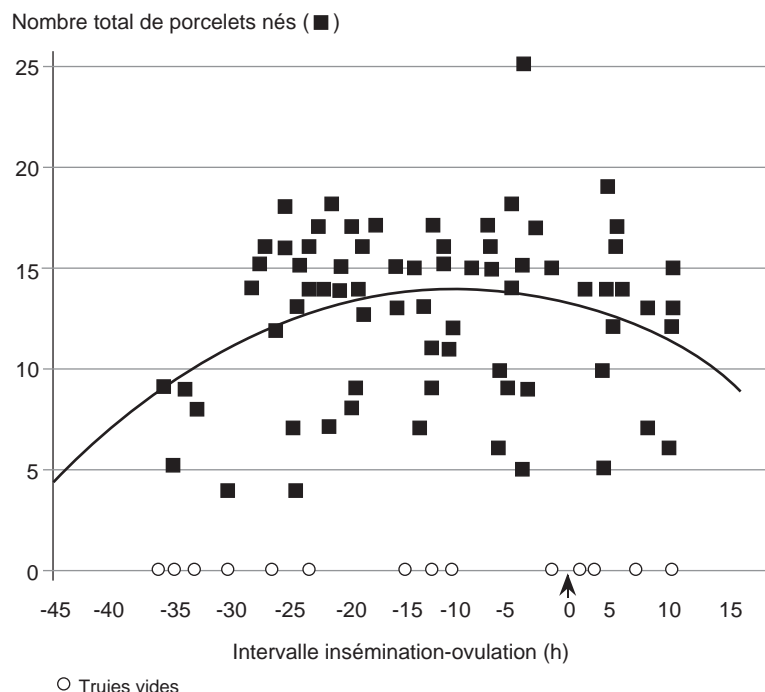
Lorsqu'une insémination en semence fraîche ou congelée est réalisée entre - 12 heures et + 4 heures par rapport à l'ovulation, le taux de fécondation est supérieur à 90 % (Waberski *et al* 1994). Des résultats similaires ont été obtenus par Sæde *et al* (1995).

Pour apprécier les conséquences de la variabilité du moment d'ovulation, l'intervalle IA-ovulation est retenu comme critère. Or, en élevage, les truies sont inséminées plusieurs fois au cours de l'œstrus, on est donc amené à retenir l'intervalle minimum entre l'ovulation et l'insémination. Un effet significatif sur la taille de la portée n'est pas toujours observé (Martinat-Botté *et al* 1997, Nissen *et al* 1997), mais, dans ces deux études, un accroissement est noté lorsque l'insémination est réalisée près du moment d'ovulation (figure 2). Le numéro d'insémination « supposée fécondante » affecte la taille de la portée. Une augmentation significative de deux porcelets en moyenne est observée selon que la première ou la seconde insémination est la plus proche de l'ovulation (Martinat-Botté *et al* 1997).

Tableau 1. Diamètre (moyenne \pm écart type) de l'embryon Meishan (MS) et Large White (LW) entre 8 et 11 jours de gestation (d'après Bazer *et al* 1988). n : nombre de cochettes gravides.

Stade de gestation	Paramètres	MS	LW
8 jours	Diamètre moyen de l'embryon (mm)	0,45 \pm 0,1 (n = 4)	0,69 \pm 0,3 (n = 4)
	Coefficient de variation (%)	20	46
10 jours	Diamètre moyen de l'embryon (mm)	2,7 \pm 0,8 (n = 4)	1,9 \pm 0,7 (n = 4)
	Coefficient de variation (%)	29	38
11 jours	Diamètre moyen de l'embryon (mm)	5,3 \pm 1,2 (n = 5)	2,7 \pm 1,2 (n = 4)
	Coefficient de variation (%)	22	42

Figure 2. Relation entre l'intervalle insémination-ovulation et le nombre total de porcelets nés (d'après Nissen *et al* 1997, © Elsevier Science Inc. 1997).



2 / Le développement embryonnaire

Une série d'expériences a permis de comparer le développement embryonnaire à partir de la fécondation jusqu'à l'implantation chez les animaux Large White et Meishan.

Pour Pope *et al* (1990), l'homogénéité de taille des embryons serait déterminante pour la survie embryonnaire. Les embryons les plus avancés empêchent la survie de ceux qui sont en retard. Chez le génotype Meishan, la survie embryonnaire est supérieure à celle des races européennes (Terqui *et al* 1990, Haley et Lee 1993) et le développement embryonnaire apparaît plus homogène (tableau 1, Bazer *et al* 1988). Toutefois, Youngs *et al* (1993) n'ont pas retrouvé ces observations. Cependant, le schéma d'insémination utilisé par ces auteurs conduit chez la Meishan à un écart IA-ovulation trop grand, ce qui a vraisemblablement réduit le pourcentage d'embryons normaux (Sæde *et al* 1995). L'homogénéité chez la Meishan (Bazer *et al* 1988) pourrait être le résultat d'un intervalle entre la première et la dernière ovulation plus court que chez la truie Large White (Martinat-Botté *et al* 1987).

3 / Les interactions entre l'embryon et l'environnement maternel

3.1 / La nature des interactions

Le signal embryonnaire le mieux connu est l'œstradiol 17 β qui est produit dès le 10^e jour. Il empêche la régression du corps jaune et induit le maintien de la gestation. De très nombreux facteurs de croissance et de différenciation et leurs récepteurs ont été mis en évidence dans l'embryon, l'oviducte, l'utérus. Ainsi, par exemple, le complexe IGF-I, IGF-II, récepteurs à IGF-I, IGF-II, et à l'insuline a-t-il été mis en évidence dans l'oviducte, l'utérus et le blastocyste (Simmen *et al* 1992, Chastant *et al* 1994). Ce complexe interviendrait dans la régulation de la production d'œstradiol 17 β . Le LIF (Leukemia Inhibitory Factor) est produit par l'utérus au cours de la période péri-implantatoire (Anegon *et al* 1994). Ce composé joue un rôle chez la souris dans le mécanisme d'implantation (Stewart *et al* 1992). Dans un milieu de culture qui contient du LIF, les cellules embryonnaires souches porcines restent indifférenciées (Hochereau de Reviers *et al* 1993) ; de plus, les cellules du bouton embryonnaire possèdent des récepteurs aux LIF (Wianny *et al* 1995). Des différences de teneurs ou d'expression ont été observées entre Large White et Meishan pour un certain nombre de ces facteurs (Simmen *et al* 1992). Cependant, le rôle de ces facteurs dans la survie embryonnaire n'est pour l'instant pas établi chez le Porc.

3.2 / Les paramètres morphologiques du tractus génital

La taille du tractus génital est déterminante pour la croissance des fœtus. Jusqu'à 30 jours de gestation, le poids et la longueur de l'utérus rapporté au poids du corps ne sont pas différents entre les femelles Large White et les femelles Meishan (Bazer *et al* 1988). En revanche, chez la truie Large White hyperprolifique, les cornes utérines sont nettement plus longues que celles des deux autres génotypes (M. Terqui, résultats non publiés). Cet accroissement pourrait résulter de taux plus élevés d'œstrogènes et de progestérone consécutifs au plus grand nombre d'ovulations.

3.3 / Le transfert d'embryons

Le transfert d'embryons d'une truie d'un génotype dans une receveuse d'un autre génotype est un moyen d'évaluer les interactions entre l'embryon et l'environnement maternel. Les résultats obtenus par les différentes équipes sont assez contradictoires. Ashworth *et al* (1990) observent un effet défavorable de l'environnement maternel Meishan. Youngs *et al* (1994) n'observent pas de différence, mais les embryons transférés avaient été récupérés au tout début de leur implantation. Le taux

Tableau 2. Réussite du transfert d'embryons (*n* = nombre de transferts) chez deux génotypes (d'après Martinat Botté *et al* 1993).

Génotype de l'embryon	MS X LW	Croisé
Receveuse	MS	Croisée
Taux de gestation à 30 j	83 % (<i>n</i> = 48)	54,2 % (<i>n</i> = 48)

de réussite de transfert d'embryons est meilleur lorsque des embryons croisés Meishan sont transférés dans des receveuses Meishan comparé à celui obtenu après transfert d'embryons de lignée européenne dans des truies de même génotype (tableau 2, Martinat-Botté *et al* 1993).

Conclusion

La mortalité embryonnaire peut avoir des causes multiples, les unes liées à l'ovocyte et à l'ovulation, les autres dépendant du développement de l'embryon et aussi des interactions entre le compartiment maternel et les embryons. L'importance quantitative de ces interactions dans le déterminisme de la survie embryonnaire reste à établir. L'analyse des mécanismes sous-jacents (maturation ovocytaire, facteurs de croissance...) devrait permettre de mieux comprendre comment ces interactions s'organisent dans l'espace et dans le temps. Toutefois, il semble possible à court terme de réduire la variabilité du moment d'ovulation et ainsi de limiter la mortalité embryonnaire et augmenter la prolificité.

Références

- Ashworth C.J., Haley C.S., Aitken R.P., Wilmut I., 1990. Embryo survival and conceptus growth after reciprocal embryo transfer between Chinese Meishan and Landrace x Large White gilts. *J. Reprod. Fert.*, 90, 595-603.
- Anegon I., Cuturi M.C., Godard A., Moreau M., Terqui M., Martinat-Botté F., Soulillou J.P., 1994. Presence of leukemia inhibitory factor and interleukin 6 in porcine uterine secretions prior to conceptus attachment. *Cytokine*, 6, 493-499.
- Bazer F.W., Thatcher W.W., Martinat-Botté F., Terqui M., 1988. Conceptus development in Large White and prolific Chinese Meishan pigs. *J. Reprod. Fert.*, 84, 37-42.
- Brüssow K.P., Ratky J., Becker F., 1990. Determination of the duration of ovulation in gilts by means of laparoscopy. *Reprod. Dom. Anim.*, 25, 184-190.
- Chastant S., Monget P., Terqui M., 1994. Localization and quantification of insulin-like growth factor-I (IGF-I) and IGF-II/ mannose-6-phosphate (IGF-II/M6P) receptors in pig embryos during early pregnancy. *Biol. Reprod.*, 51, 588-596.

- Ellendorff F., Martinat-Botté F., Signoret J.P., Terqui M., 1988. Duration of oestrus and preovulatory LH in the high fertility Meishan pig. 11th Int. Cong. Anim. Reprod. Artif. Insem., 26-30 June 1988, Dublin, Ireland. Vol 2, 24 (Abstract).
- Flowers W.L., Esbenshade K.L., 1993. Optimizing management of natural and artificial matings in swine. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 48, 217-228.
- Haley C.S., Lee G.J., 1993. Genetics basis of prolificacy in Meishan pigs. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 48, 247-259.
- Hochereau de Reviers M.T., Perreau C., 1993. *In vitro* culture of embryonic disc cells from porcine blastocysts. *Reprod. Nutr. Dev.*, 33, 475-483.
- Hochereau de Reviers M.T., Lagant H., Desprès P., Venturi E., Brunet L., Perreau C., Wianny F., Legault C., 1997. Facteurs de variation de l'âge à la puberté, du taux d'ovulation et de la survie embryonnaire précoce chez la cochette : type génétique, poids vif, saison et consanguinité. *Journées Rech. Porcine en France*, 29, 109-113.
- Hunter M.G., Biggs C., Faillace L.S., 1993. Endocrine and follicular studies in Meishan pigs. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 48, 261-270.
- Martinat-Botté F., Bazer F.W., Thatcher W.W., Terqui M., Locatelli A., Chupin D., 1987. Oestrus, ovulation, conceptus and uterine development in Large White (LW) and hyperprolific Chinese Meishan (MS) gilts. Annual Conference of the Society for the Study of Fertility, July 1987, York (G.B.), 44 (Abstract).
- Martinat-Botté F., Procureur R., Plat M., Forgerit Y., Bussière J., Bariteau F., Desprès P., Locatelli A., Terqui M., 1993. Embryo transfer in the pig : Effects of the number of embryos transferred and genotype. Colloque de l'Association Européenne de Transfert Embryonnaire (AETE), 10-11 septembre 1993, Lyon (France), 236 (Abstract).
- Martinat-Botté F., Richard D., Maurel M.C., Plat M., Desprès P., Locatelli A., Godet G., Landrevi J., Bussière J., Renaud G., Terqui M., 1995. Relations entre les taux plasmatiques de LH, de progestérone, l'échographie d'ultrasons et le moment d'ovulation chez la cochette. *Journées Rech. Porcine en France*, 27, 57-62.
- Martinat-Botté F., Forgerit Y., Maurel M.C., Corbé H., Bernelas D., Mercat M.J., Guillouet P., Terqui M., 1997. Etude des moments d'ovulation et d'insémination chez la truie et de leurs conséquences sur la taille de la portée en élevages. *Journées Rech. Porcine en France*, 29, 103-108.
- Martinat-Botté F., Renaud G., Madec F., Costiou P., Terqui M., 1998. Echographie et reproduction chez la truie. INRA Editions et Hoechst Roussel Vet., Paris, 103 p.
- du Mesnil du Buisson F., Mauléon P., Locatelli A., Mariana J.C., 1970. Modification du moment et de l'étalement des ovulations après maîtrise du cycle sexuel de la truie. In : R. Palmer (ed), *Inhibition de l'ovulation*, 225-234. Masson, Paris.
- Nissen A.K., Sæde N.M., Hyttel P., Schmidt M., D'hoore L., 1997. The influence of time of insemination relative to time of ovulation on farrowing frequency and litter size in sows as investigated by ultrasonography. *Theriogenology*, 47, 1571-1582.
- Pope W.F., Xie S., Brøermand D.M., Nephew K.P., 1990. Causes and consequences of early embryonic diversity in pigs. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 40, 251-260.
- Signoret J.P., du Mesnil du Buisson F., Mauléon P., 1972. Effect of mating on the onset and duration of ovulation in the sow. *J. Reprod. Fert.*, 31, 327-330.
- Simmen F.A., Simmen R.C.M., Geisert R.D., Martinat-Botté F., Bazer F.W., Terqui M., 1992. Differential expression, during the estrus cycle and pre- and postimplantation conceptus development, of messenger ribonucleic acids encoding components of the pig uterine insulin-like growth factor system. *Endocrinology*, 130, 1547-1556.
- Sæde N.M., Noordhuizen J.P.T.M., Kemp B., 1992. The duration of ovulation in pigs, studied by transrectal ultrasonography, is not related to early embryonic diversity. *Theriogenology*, 38, 653-666.
- Sæde N.M., Wetzels C.C.H., Zondag W., Hazeleger W., Kemp B., 1995. Effects of a second insemination after ovulation on fertilization rate and accessory sperm count in sows. *J. Reprod. Fert.*, 105, 135-140.
- Stewart C.L., Kaspar P., Brunet L.J., Bhatt H., Gadi I., Kontgen F., Abbondanzo S.J., 1992. Blastocyst implantation depends on maternal expression of leukaemia inhibitory factor. *Nature*, 359, 76-79.
- Terqui M., Bazer F.W., Martinat-Botté F., 1990. Quels sont les mécanismes responsables de la prolificité de la race Meishan ? In : Symposium sur le Porc Chinois, 5-6 Juillet 1990, Toulouse (France), 19-32. INRA, Paris.
- Terqui M., Bazer F.W., Martinat-Botté F., 1992. Mechanisms of high embryo survival in Meishan gilts. In : International Symposium on Chinese Pig breeds, 11-14 août 1992, Harbin, China, 52-58.
- Waberski D., Weitze K.F., Gleumes T., Schwartz M., Willmen T., Petzholdt R., 1994. Effects of time of insemination relative to ovulation on fertility with liquid and frozen boar semen. *Theriogenology*, 42, 831-840.
- Weitze K.F., Habeck O., Willmen T., Rath D., 1989. Detection of ovulation in the sow using Transcutaneous Sonography. *Zuchthyg.*, 24, 40-42.
- Weitze K.F., Wagner-Rietschel H., Waberski D., Richter L., Krieter J., 1994. The onset of heat after weaning, heat duration and ovulation as major factors in AI timing in sows. *Reprod. Dom. Anim.*, 29, 433-443.
- Wianny F., Van Eijk M., Mummery C.L., Hochereau de Reviers M.T., 1995. Characterisation of the cells derived from porcine embryonic discs in culture-Role of LIF. Society for Study of Fertility (SSF), Montpellier, France.
- Youngs C.R., Ford S.P., McGinnis L.K., Anderson L.H., 1993. Investigations into the control of litter size in swine. I. Comparative studies on *in vitro* development of Meishan and Yorkshire preimplantation embryos. *J. Anim. Sci.*, 71, 1561-565.
- Youngs C.R., Christenson L.K., Ford S.P., 1994. Investigations into the control of litter size in swine. III. A reciprocal embryo transfer study of early conceptus development. *J. Anim. Sci.*, 72, 725-731.

Stratégie de recherche des gènes impliqués dans la croissance folliculaire

L'objectif de cette recherche est d'identifier les gènes responsables de la variabilité naturelle du taux d'ovulation, dans une perspective d'amélioration génétique. Nous n'envisageons ici que les gènes impliqués dans la croissance folliculaire, ou folliculogénèse, l'une des composantes du taux d'ovulation, l'autre composante étant l'atrésie folliculaire.

La stratégie du gène « candidat positionnel » proposée ici comprend quatre volets :

1 - l'identification des régions du génome où se trouvent des gènes impliqués dans la variabilité du caractère ;

2 - l'identification et la caractérisation des gènes impliqués dans la fonction responsable du caractère ;

3 - la recherche de gènes candidats par co-localisations entre les régions identifiées en 1 et les gènes identifiés en 2 ;

4 - la recherche d'un polymorphisme des gènes candidats et d'un lien entre ce polymorphisme et la variabilité du caractère.

Identifier les régions du génome

Cette identification consiste en la recherche de locus quantitatifs (ou QTL pour Quantitative Trait Loci), c'est-à-dire de régions du génome impliquées dans l'expression d'un caractère quantitatif polygénique, ici le taux d'ovulation. Approche exclusivement génétique, elle ne nécessite aucune information préalable de type physiologique, biochimique ou pathologique sur la nature et le lieu d'expression des gènes impliqués.

Cette recherche nécessite :

- des animaux issus de familles convenablement constituées et pour lesquels des mesures de différents caractères sont effectuées ; ces familles doivent être informatives, c'est-à-dire présenter des variations de performances pour les caractères analysés, en particulier ici pour le taux d'ovulation ;

- des marqueurs polymorphes répartis sur l'ensemble du génome. Ces marqueurs sont essentiellement des microsatellites, c'est-à-dire des répétitions, en nombre variable, d'un même motif de 1 à 4 bases, par exemple (CA)_n. Ce nombre de répétitions peut être déterminé facilement par amplification de l'ADN génomique par PCR (Polymerase Chain Reaction).

La recherche des locus quantitatifs consiste en une analyse de liaison entre d'une part les différents marqueurs et d'autre part le caractère « taux d'ovulation », c'est-à-dire que l'on recherche une coségrégation, association préférentielle entre certains allèles d'un marqueur donné et des valeurs faibles ou fortes du taux d'ovulation.

L'INRA a mis en place en 1992 un programme de recherches de locus quanti-

tatifs sur les descendants d'un croisement Meishan/Large White. L'analyse porte sur 1 000 animaux F2 (500 mâles et 500 femelles), un premier lot de 63 marqueurs microsatellites (CA) et une centaine de mesures couvrant des caractères de croissance, de qualité de la viande, de reproduction et de comportement. Pour la reproduction, sont mesurés l'âge à la puberté (dosage de progestérone), l'âge au premier œstrus, le taux d'ovulation à 9 mois, les taux plasmatiques de FSH (Folliculo Stimulating Hormone), le nombre d'embryons à 30 jours de gestation, les caractéristiques des tractus génitaux mâles (entre 160 et 180 jours) et femelles (à 30 jours de gestation). Les premières analyses de données indiquent la présence de QTL pour le taux d'ovulation et le nombre d'embryons sur les chromosomes 7 et 8 (Milan *et al* 1998).

Cette démarche d'identification de locus quantitatifs constitue aussi le point de départ du clonage positionnel qui vise à délimiter la zone la plus précisément possible pour y rechercher ensuite les gènes et, parmi ceux-ci, ceux qui présentent un polymorphisme associé au caractère. Basé uniquement sur des méthodes de biologie moléculaire, le clonage positionnel a permis d'identifier près d'une centaine de gènes, mais il demeure très long et complexe (Ballabio 1993).

Identifier et caractériser les gènes impliqués dans la fonction

Cette approche, fonctionnelle, est basée sur les données de la physiologie, de la biochimie ou de la pathologie qui permettent de désigner le(s) lieu(x) d'expression des gènes recherchés et même, plus précisément, certains gènes importants dans la fonction considérée. Dans le cas de la composante folliculogénèse du taux d'ovulation, l'un des lieux d'expression est bien évidemment l'ovaire, et certains gènes comme ceux des enzymes de la stéroïdogénèse, des facteurs de croissance ou encore des récepteurs aux hormones gonadotropes, peuvent être considérés comme importants dans le développement du follicule ovarien. Il est évident qu'il est très difficile, à ce stade et sur ces seules bases, d'identifier les gènes responsables de la variabilité du taux d'ovulation.

Cette identification passe par l'établissement d'un répertoire plus ou moins ciblé des gènes exprimés dans un tissu ou un organe, ici le follicule, c'est-à-dire l'isolement et l'identification des différents transcrits présents dans les cellules folliculaires. Parmi les différentes stratégies d'isolement, certaines font

F. HATEY

INRA Laboratoire
de Génétique
Cellulaire, BP 27,
31326 Castanet-
Tolosan Cedex

appel à des génothèques d'ADN complémentaires (ADNc), d'autres ne passent pas par une étape de clonage préalable ; les unes analysent indistinctement tous les gènes, les autres utilisent différentes techniques pour sélectionner certains gènes en fonction d'hypothèses biologiques.

L'identification des gènes par séquençage et comparaison de séquences se fait sans chercher, au moins dans un premier temps, à obtenir la séquence complète de tout le transcrit. Au contraire, en particulier avec les génothèques, on ne déterminera que la séquence de l'extrémité des ADNc ; c'est la stratégie des « étiquettes » (Expressed Sequence Tags ou EST, Adams *et al* 1991).

Analyse de l'ensemble des gènes

L'utilisation de génothèques d'ADNc est un moyen privilégié puisque, obtenues par transcription inverse des ARN messagers, elles sont un reflet du tissu d'origine ; il y a donc une bonne correspondance, qualitative et quantitative, entre les ARN messagers du tissu et les ADNc de la génothèque : l'analyse de clones prélevés au hasard constitue alors un moyen simple et efficace pour identifier les gènes exprimés dans un tissu. Cette approche va cependant se trouver limitée par le phénomène de redondance, c'est-à-dire la présence de très nombreuses copies des mêmes ARN messagers. En effet, au sein d'une cellule, tous les ARN messagers ne sont pas présents en un même nombre de copies, et si certains ARN messagers sont très abondants, d'autres peuvent être moins abondants ou rares. Des protocoles de « normalisation » ont été proposés pour réduire ces écarts d'abondance des ADNc, l'idéal étant d'obtenir une population dans laquelle tous les ADNc seraient présents en une seule copie. Ils sont basés sur des cycles de dénaturation/renaturation au cours desquels les espèces les plus abondantes se renaturent préférentiellement, ce qui conduit à un enrichissement de la fraction simple brin en ADNc rares.

D'autres techniques permettent d'obtenir directement un profil d'expression plus ou moins facile à analyser, comme la SAGE (Serial Analysis of Gene Expression, Velculescu *et al* 1995), le mRNA Differential Display (Liang et Pardee 1992) ou l'AFLP-cDNA (Amplified restriction Fragment Length Polymorphism, Bachem *et al* 1996). Ces deux dernières techniques sont bien adaptées à la recherche ciblée de gènes et seront envisagées dans le paragraphe suivant. Dans la SAGE, un court fragment est prélevé à un endroit précis des ADNc, les différents fragments sont assemblés entre eux, clonés et séquencés. La séquence de ces fragments et leur fréquence permettent de définir un profil d'expression.

Recherche ciblée

En fonction d'hypothèses biologiques, différentes stratégies peuvent être utilisées pour rechercher des gènes spécifiques : par

exemple, compte tenu du rôle primordial de la FSH dans le développement folliculaire, les gènes régulés par cette hormone.

Pour sélectionner les ADNc régulés, différentes stratégies de tri peuvent être utilisées, comme le tri différentiel d'une génothèque, le mRNA Differential Display et l'AFLP-cDNA, ou encore différents protocoles de soustraction, tels le cDNA-RDA (Representational Difference Analysis, Hubank et Schatz 1994) et la PCR suppressive (Diatchenko *et al* 1996).

Dans le tri différentiel, deux répliques de la génothèque sont hybridées avec des sondes correspondant aux deux situations que l'on veut comparer. La différence d'intensité des signaux d'hybridation observés pour un clone donné indique qu'il contient un ADNc correspondant à un ARN messager régulé.

Dans le mRNA Differential Display et l'AFLP-cDNA, les ADNc sont séparés en différents sous-groupes de telle sorte que l'on puisse les individualiser par électrophorèse après amplification par PCR. Ici encore, la comparaison de l'intensité des bandes obtenues pour les ADNc correspondants dans les différentes situations analysées permet d'identifier les ARN messagers régulés.

Dans les techniques de soustraction, la population d'ARN messager « cible », contenant les transcrits spécifiques (ou les ADNc correspondants) est épuisée par hybridation avec un excès d'ARN messagers (ou d'ADNc) ne contenant pas ces transcrits. Par exemple, si l'on cherche les gènes dont l'expression est stimulée par la FSH dans les cellules de la granulosa en culture, les ARN extraits des cellules traitées par la FSH seront épuisés par ceux extraits de cellules non traitées. Différents protocoles permettent ensuite de séparer les séquences spécifiques et l'ARN entraîneur. Ainsi, dans le cas de la RDA et de la PCR suppressive, des adaptateurs sont ajoutés aux ADNc « cible » de sorte que, après soustraction, seuls les ADNc spécifiques recherchés peuvent être amplifiés par PCR.

La mise en œuvre de banques organisées permet une meilleure gestion des informations concernant les différents clones : ceux-ci sont déposés individuellement dans les puits de microplaques qui servent pour la conservation des clones et pour la réalisation de répliques à haute ou très haute densité, par le dépôt décalé de l'ensemble des clones de plusieurs plaques sur une même membrane. Ces membranes sont ensuite hybridées avec différentes sondes, de telle sorte qu'il est possible d'établir un profil d'hybridation pour chacun des clones. L'acquisition des données d'hybridation et leur traitement requièrent des moyens d'analyse particuliers (Lennon et Lehach 1991, Auffray *et al* 1995, Nguyen *et al* 1995). Grâce au développement de différentes technologies, cette approche peut être miniaturisée : des milliers ou des dizaines de milliers de séquences peuvent être déposées sur des surfaces de quelques cm², permettant ainsi l'acquisition simultanée d'un très grand nombre de profils d'expression ; ce sont les «

microarrays », « puces ADN » ou « DNA chips » (Daignan-Fornier et Aigle 1998), en plein développement, qui vont certainement bouleverser l'étude de l'expression des gènes.

En utilisant comme modèle de folliculogénèse des cellules de granulosa en culture, nous avons recherché les gènes régulés par la FSH, en utilisant les techniques de tri différentiel et de Differential Display. Nous avons ainsi isolé près de 200 séquences uniques dont 70 correspondent à des séquences identifiées. Parmi celles-ci, le gène de la glutathion S-transférase dont l'expression présente des caractéristiques intéressantes et que nous prendrons comme modèle.

Rechercher les co-localisations entre les régions et les gènes

La localisation chromosomique des gènes du répertoire est obtenue par cartographie cytogénétique ou par cartographie physique.

La cartographie cytogénétique est réalisée soit par hybridation *in situ* sur les chromosomes en métaphase, soit, de plus en plus souvent, en utilisant un panel d'hybrides somatiques. La mise en œuvre d'un tel panel est en effet beaucoup plus simple : elle consiste à rechercher une coségrégation entre les chromosomes ou les fragments de chromosome du porc et les produits d'amplification PCR spécifiques du gène que l'on cherche à localiser (Wilcox *et al* 1991). La résolution de la carte cytogénétique est de l'ordre de 10 mégabases (Mb).

En utilisant le panel d'hybrides développé à l'INRA (Yerle *et al* 1996), nous avons localisé une quarantaine de gènes, identifiés ou non, parmi les 200 isolés. A titre d'exemple, le gène codant pour la glutathion S-transférase de type alpha a été localisé sur le bras long du chromosome 7 porcin.

Une localisation régionale est généralement obtenue, mais peut ne pas être suffisante. Pour obtenir une localisation plus fine, l'utilisation d'un panel d'hybrides irradiés dans lequel les chromosomes du porc ont été fragmentés en morceaux plus petits par irradiation avant la fusion cellulaire est nécessaire. La résolution obtenue en utilisant les hybrides irradiés est de l'ordre de la centaine de kilobases (kb).

La cartographie physique utilise des fragments d'ADN génomique de plusieurs centaines de kilobases, clonés dans des chromosomes artificiels de levure (Yeast Artificial Chromosomes ou YAC) ou de bactéries (Bacterial Artificial Chromosomes ou BAC). Ces fragments de grande taille sont aisément localisés directement par hybridation *in situ* ; la résolution est de 150 kb à 1 Mb. La présence du gène analysé est recherchée dans ces fragments par amplification PCR à l'aide d'amorces spécifiques.

En absence de gènes localisés dans la zone d'intérêt, les données de cartographie compa-

rée peuvent permettre de proposer des candidats en recherchant, dans les espèces pour lesquelles les cartes génétiques sont bien développées, comme l'homme et la souris, quels sont les gènes qui sont localisés dans la région correspondante du génome. En effet, pour la quasi totalité des chromosomes du porc, les régions correspondantes sur les chromosomes humains ont été identifiées. Dans un deuxième temps, il faut vérifier si les gènes candidats ainsi désignés correspondent à une fonction qui peut rendre compte des différences dans l'expression du caractère.

Comme démonstration de l'intérêt de la cartographie comparée, rappelons que l'identification du gène de l'hyperthermie maligne au gène du récepteur de la ryanodine a d'abord été établie chez l'homme puis, par homologie, chez le porc. Pour apprécier le potentiel de cette cartographie comparée, les chiffres parlent d'eux-mêmes : le nombre de gènes localisés chez le porc était de 158 début 1997 (Yerle *et al* 1997) ; chez l'homme, les résultats accumulés par un consortium international ont permis la localisation de plus de 16 000 transcrits (Schuler *et al* 1996).

Au terme de cette étape, nous disposons donc de gènes candidats qui sont à la fois localisés dans la région du génome identifiée au cours de la recherche de QTL et impliqués dans l'expression du caractère.

Rechercher le polymorphisme et le lien entre ce polymorphisme et la variabilité du caractère

La variabilité du caractère résultant de celle d'un ou plusieurs gènes, la dernière étape est la recherche du polymorphisme des gènes candidats, polymorphisme qui résulte de plusieurs phénomènes différents, tels que mutations ponctuelles, insertions ou délétions.

Différentes méthodes permettent de révéler ce polymorphisme, en particulier la recherche de polymorphisme de conformation et le séquençage.

Le polymorphisme de conformation est basé sur la différence de mobilité des fragments d'ADN en fonction de leur conformation tridimensionnelle, et donc de leur séquence. Les systèmes qui ont été développés permettent de détecter des différences minimales telles que les substitutions. Ce sont essentiellement la SSCA (Single Strand Conformation Analysis, Orita *et al* 1989) et la DGGE (Denaturing Gradient Gel Electrophoresis, Myers *et al* 1985). Dans l'une et l'autre technique, les différences de séquence entraînent des différences de conformation des brins d'ADN, différences qui sont révélées par électrophorèse où elles se traduisent par des différences de migration.

Ainsi, la simple analyse par SSCA d'un fragment de 220 paires de bases du gène de la glutathion S-transférase, amplifié par PCR à partir de l'ADN de 12 animaux non apparentés, révèle 6 profils différents. Il reste à déter-

miner l'existence d'un lien entre ce polymorphisme et le taux d'ovulation.

Par ailleurs, le séquençage direct de la zone concernée permet d'identifier la mutation à l'origine du polymorphisme et de pressentir le caractère « causal » de la mutation. Ceci est important puisque seule la mutation « causale » présente une liaison absolue avec le caractère.

Il reste enfin à établir sur des familles le lien entre ce polymorphisme et la variabilité du caractère, aussi bien au niveau de la séquence qu'à celui de l'expression du gène correspondant.

Conclusion

Cette approche de candidat positionnel permet aujourd'hui d'identifier avec certitude le ou les gènes impliqués dans une fonction complexe telle que le taux d'ovulation. Elle n'en reste pas moins une approche longue, nécessitant plusieurs années de recherches, aussi bien dans les aspects génétiques que fonctionnels. Elle a fait ses preuves en pathologie humaine (Collins 1995), il est raisonnable d'espérer qu'il en sera de même pour l'amélioration génétique des espèces domestiques.

Contributions

Les données expérimentales présentées ici ont été obtenues au laboratoire de Génétique Cellulaire de l'INRA (Toulouse), par les chercheurs des groupes « Carte du porc » : Joël Gellin, André Goureau, Yvette Lahbib-Mansais, Denis Milan, Annie Robic et Martine Yerle, « Génétique et Différenciation ovarienne » : Catherine Clouscard-Martinato, François Gasser, François Hatey, Philippe Mulsant et Gwenola Tosser-Klopp et « Biomathématiques » : Claude Chevalet et Magali San Cristobal-Gaudy.

Le programme de recherche de locus quantitatifs implique de nombreuses autres équipes de l'INRA, en particulier la Station de Génétique Quantitative et Appliquée (Jouy-en-Josas) et le domaine du Magneraud.

Références

- Adams M.D., Kelley J.M., Gocayne J.D., Dubnick M., Polymeropoulos M.H., Xiao H., Merril C.R., Wu A., Olde B., Moreno R.F., *et al.*, 1991. Complementary DNA sequencing : Expressed Sequence Tags and human genome project. *Science*, 252, 1651-1656.
- Auffray C., Behar G., Bois F., Bouchier C., Da Silva C., Devignes M.D., Duprat S., Houlgatte R., Jumeau M.N., Lamy B., *et al.*, 1995. IMAGE : molecular integration of the analysis of the human genome and its expression. *C.R. Acad. Sci. III*, 318, 263-272.
- Bachem C.W., van der Hoeven R.S., de Bruijn S.M., Vreugdenhil D., Zabeau M., Visser R.G., 1996. Visualization of differential gene expression using a novel method of RNA fingerprinting based on AFLP : analysis of gene expression during potato tuber development. *Plant J.*, 9, 745-753.
- Ballabio A., 1993. The rise and fall of positional cloning. *Nature Genet.*, 3, 277-279.
- Collins F.S., 1995. Positional cloning moves from perditional to traditional. *Nature Genet.*, 9, 347-350.
- Daignan-Fornier B., Aigle M., 1998. Du génome au « transcriptome » : un saut de puce ! *Médecine/Sciences*, 14, 225-226.
- Diatchenko L., Lau Y.F., Campbell A.P., Chenchik A., Moqadam F., Huang B., Lukyanov S., Lukyanov K., Gurskaya N., Sverdlov E.D., *et al.*, 1996. Suppression subtractive hybridization : a method for generating differentially regulated or tissue-specific cDNA probes and libraries. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93, 6025-6030.
- Hubank M., Schatz D.G., 1994. Identifying differences in mRNA expression by representational difference analysis of cDNA. *Nucleic Acids Res.*, 22, 5640-5648.
- Lennon G.G., Lehrach H., 1991. Hybridization analyses of arrayed cDNA libraries. *Trends Genet.*, 7, 314-317.
- Liang P., Pardee A.B., 1992. Differential display of eukaryotic messenger RNA by means of the polymerase chain reaction. *Science*, 257, 967-971.
- Milan D., Bidanel J-P., Le Roy P., Chevalet C., Woloszyn N., Caritez J-C., Gruand J., Lagant H., Bonneau M., Le Faucheur L., *et al.*, 1998. Current status of QTL detection in Large White X Meishan crosses in France. 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, January 1998, Armidale, Australia.
- Myers R.M., Lumelsky N., Lerman L.S., Maniatis T., 1985. Detection of single base substitutions in total genomic DNA. *Nature*, 313, 495-498.
- Nguyen C., Rocha D., Granjeaud S., Baldit M., Bernard K., Naquet P., Jordan B.R., 1995. Differential gene expression in the murine thymus assayed by quantitative hybridization of arrayed cDNA clones. *Genomics*, 29, 207-216.
- Orita M., Suzuki Y., Sekiya T., Hayashi K., 1989. Rapid and sensitive detection of point mutations and DNA polymorphisms using the polymerase chain reaction. *Genomics*, 5, 874-879.
- Schuler G.D., Boguski M.S., Stewart E.A., Stein L.D., Gyapay G., Rice K., White R.E., Rodriguez-Tome P., Aggarwal A., Bajorek E., *et al.*, 1996. A gene map of the human genome. *Science*, 274, 540-546.
- Velculescu V.E., Zhang L., Vogelstein B., Kinzler K.W., 1995. Serial analysis of gene expression. *Science*, 270, 484-487.
- Wilcox A.S., Khan A.S., Hopkins J.A., Sikela J.M., 1991. Use of 3' untranslated sequences of human cDNAs for rapid chromosome assignment and conversion to STSs : implications for an expression map of the genome. *Nucleic Acids Res.*, 19, 1837-1843.
- Yerle M., Echard G., Robic A., Mairal A., Dubut-Fontana C., Riquet J., Pinton P., Milan D., Lahbib-Mansais Y., Gellin J., 1996. A somatic cell hybrid panel for pig regional gene mapping characterized by molecular cytogenetics. *Cytogenet. Cell Genet.*, 73, 194-202.
- Yerle M., Lahbib-Mansais Y., Pinton P., Robic A., Goureau A., Milan D., Gellin J., 1997. The cytogenetic map of the domestic pig (*Sus scrofa domestica*). *Mamm. Genome*, 8, 592-607.

Problèmes liés à l'accroissement de la productivité chez la lapine reproductrice

G. BOLET

INRA Station
d'Amélioration
génétique
des Animaux,
BP 27,
31326 Castanet-
Tolosan

1 / Quelques données zootechniques

La lapine reproductrice est élevée aujourd'hui principalement en cages individuelles grillagées dans des salles éclairées 16 heures par jour. Le lapin est exploité pour sa chair, mais aussi pour son poil (angora) et sa fourrure ; c'est aussi un animal de laboratoire et parfois un animal de compagnie. Les lapins producteurs de chair sont de format moyen (4 kg pour les populations « femelle », essentiellement croisées) ; les populations « mâle » sont parfois plus lourdes (4 à 5,5 kg selon les souches). C'est une espèce polytoque à ovulation provoquée par le coït ; une lapine peut entreprendre une gestation dès la fin de la précédente. Elle peut donc être à la fois gestante et allaitante. La vie reproductive commence vers l'âge de 16 à 18 semaines. La durée de gestation est de 31 jours et le sevrage est pratiqué couramment à 28 jours, et de plus en plus fréquemment à 35 jours. En théorie, une lapine peut donc faire près de 12 mise bas par an. En pratique, le mode de conduite le plus fréquent est la saillie 10 à 12 jours après la mise bas, avec donc un intervalle théorique entre mise bas de 42 jours (dont environ la moitié de cette période simultanément en gestation et lactation). Ceci permet des conduites en bandes avec différents systèmes (bandes tous les 21 jours avec passage des femelles d'une bande à l'autre ou bande unique tous les 42 jours). Un peu moins de 20 % des femelles sont éliminées sans pro-

duire. Les autres assurent une carrière qui peut atteindre 16 mise bas en deux ans. La « fonte de cheptel », c'est-à-dire le taux de disparition des femelles, est de l'ordre de 5 à 10 % par mois. Les lapereaux pèsent environ 600 g au sevrage ; ils sont abattus au poids de 2 350 g en moyenne, à l'âge de 9 à 11 semaines.

La figure 1 présente l'évolution des principales composantes de la productivité dans les troupeaux suivis en gestion technique sur les 14 dernières années (Kœhl 1997). On constate que tous ces paramètres ont connu une amélioration sensible, malgré une tendance à la diminution du rythme de reproduction, en raison de l'évolution récente du mode de conduite des troupeaux. Est-ce à dire qu'il n'y a aucun problème lié à l'augmentation de la productivité chez la lapine ?

2 / Poids des lapereaux à la naissance et au sevrage

2.1 / Effet de la sélection pour la prolificité

Une expérience de sélection pour la taille de la portée a été menée par l'INRA sur deux souches de lapins pendant 18 générations. Dans la souche A1077, un progrès génétique de 0,07 lapereau sevré par portée et par génération a été réalisé. Le poids total de la portée

Figure 1. Evolution de quelques paramètres de productivité de 1983 à 1996 (base 100 en 1983). Les valeurs pour l'année 1996 figurent entre parenthèses dans la légende.

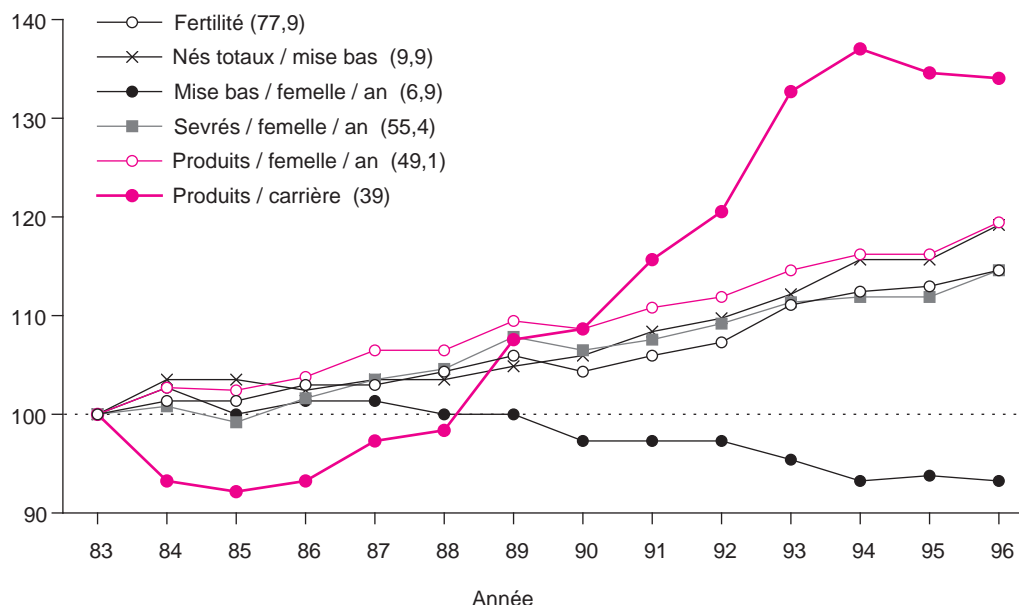
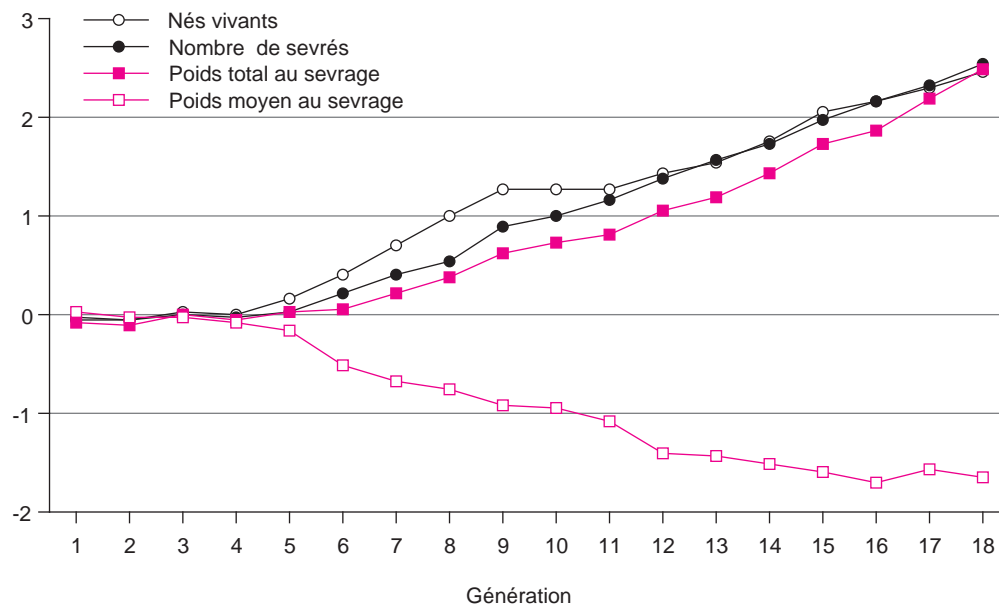


Figure 2. Evolution des valeurs génétiques (en unités d'écart type) dans la souche A1077.

au sevrage a augmenté de 47 g par génération ; en revanche, le poids individuel moyen au sevrage a diminué de 3,7 g par génération (figure 2) (Rochambeau 1998).

2.2 / Essai d'interprétation : influence du surpeuplement utérin sur le poids des lapereaux à la naissance et sur leur croissance

Nous avons comparé la taille de portée et le poids des lapereaux chez des lapines hémiovariectomisées (dont la corne correspondant à l'ovaire restant est donc surpeuplée) ou « entières » (avec les deux cornes utérines). La réduction de l'espace utérin disponible, à nombre d'implants identique, a un effet défavorable sur la survie fœtale et sur le poids à la naissance ; cependant, il est beaucoup plus faible que l'effet défavorable de l'accroissement du nombre total d'embryons (Bolet *et al* 1996). Ainsi, par exemple, les lapereaux provenant de portées de 8 ou 9 fœtus dans une seule corne sont aussi lourds, de la naissance jusqu'à l'âge de 11 semaines, que ceux provenant de portées de 10 ou 11 fœtus dans deux cornes. Par conséquent, l'effet défavorable des grandes portées ne semble pratiquement pas dû à un problème de compétition spatiale entre fœtus. Il est donc permis de penser que, chez les lapines à forte prolificité, la couverture des besoins de gestation est insuffisante pour permettre une croissance maximale des fœtus. Nous verrons plus loin que la simultanéité de la gestation et de la lactation ne peut qu'amplifier ce problème.

A taille de portée allaitée identique, le nombre de lapereaux nés par portée a un effet sur leur poids individuel jusqu'au sevrage, et même jusqu'à l'âge de 11 semaines. L'écart entre classes extrêmes de taille de portée va en augmentant en valeur absolue, mais en diminuant en valeur relative : il est de l'ordre

de 20 % à la naissance (10 à 15 g), 15 % au sevrage (100 à 150 g) et seulement 5 % à 11 semaines (100 à 150 g). Ainsi, les lapereaux ne compensent que partiellement, lors de leur croissance, leur différence de poids à la naissance.

2.3 / Essai d'interprétation : influence du nombre de lapereaux allaités

Plusieurs travaux ont été consacrés à l'influence de la taille de portée allaitée sur la croissance des jeunes et les performances de reproduction ultérieures des femelles. Les conclusions sont assez contradictoires (Tudela *et al* 1998). En fait, il semble que deux effets s'opposent : un effet négatif du nombre de lapereaux allaités par femelle sur leur croissance d'une part, un effet positif du nombre de lapereaux nés sur la production laitière de leur mère, au moins pendant les deux premières semaines, indépendamment du nombre de lapereaux présents (Bolet *et al* 1996). Ceci est un argument en faveur de la sélection pour la prolificité avec standardisation des portées à la naissance, bien que la pratique de l'adoption ne permette pas de compenser totalement l'effet défavorable d'une augmentation de la prolificité sur le poids des lapereaux à la naissance.

3 / Longévité et rythme de reproduction

L'élevage intensif du lapin est caractérisé par une fonte importante du cheptel, entraînant un taux de renouvellement annuel des reproductrices de l'ordre de 120 %. Malheureusement, peu de travaux sont consacrés à l'incidence de l'augmentation de la productivité sur la longévité des lapines. Quelques éléments

permettent cependant de penser que cet effet n'est pas essentiel : la figure 1 met en évidence une augmentation continue de nombre de lapereaux produits par lapine dans leur carrière jusqu'en 1994. Une étude expérimentale (Rinaldo et Bolet 1988) n'a mis en évidence aucune incidence de la valeur génétique des femelles pour la prolificité sur leur longévité.

4 / Compétition gestation-lactation

4.1 / Résultats expérimentaux

Bien que les résultats expérimentaux concernant les effets de la lactation sur le taux d'ovulation et la mortalité embryonnaire soient parfois contradictoires, la fertilité et la prolificité des lapines allaitantes sont globalement plus faibles que celles des lapines non allaitantes. En effet, la lactation a, d'une manière générale, un effet négatif sur le pourcentage de femelles ovulant (- 26 %), le taux de gestation (- 33 %), et la viabilité fœtale (- 10 %). De plus, la lactation entraîne une diminution de la croissance pondérale des fœtus (- 20 % à 28 jours de gestation). L'hyperprolactinémie et la faible progestéronémie chez les lapines simultanément gravides et allaitantes, ainsi que le déficit nutritionnel engendré par la production laitière, semblent être les principaux facteurs responsables des effets observés (voir revues de Theau-Clément et Roustan 1992, Fortun-Lamothe et Bolet 1995).

4.2 / Couverture des besoins nutritionnels de la lapine reproductrice

Malgré les effets négatifs de la lactation sur les performances de reproduction, la productivité globale d'un élevage (nombre de produits/femelle /unité de temps) est supérieure pour le rythme de reproduction semi-intensif (saillie 11 à 12 jours après la mise bas, environ 47 lapins/femelles/an) comparé au rythme extensif (saillie après le sevrage, environ 34 lapins par femelle et par an). En effet, la diminution de l'intervalle entre mise bas compense la diminution de la taille de la portée à la naissance. Par conséquent, les études des interactions entre la gestation et la lactation chez la lapine doivent être poursuivies. Une approche plus précise des besoins nutritionnels de la lapine simultanément gravide et allaitante à chaque stade de sa vie productive s'avère plus particulièrement nécessaire pour maîtriser le déficit nutritionnel engendré par la lactation et pallier ses inconvénients.

5 / Evolution du mode de conduite

Depuis quelques années, la conduite des troupeaux de reproductrices évolue, un peu à l'image de l'élevage porcin par le passé. On

notera surtout que l'insémination artificielle se développe rapidement, ainsi que la conduite en bandes. Face à ces évolutions, la nécessité de travaux sur la fertilité de la lapine s'est renforcée. En effet, si l'ovulation chez la lapine est provoquée par l'accouplement, ou par une injection d'hormones (GnRH) en insémination artificielle, il n'en reste pas moins vrai que la fertilité des lapines est loin de 100 %, soit par refus d'accouplement en saillie naturelle, soit par défaut d'ovulation, de fécondation ou de développement embryonnaire. Des travaux sont actuellement menés sur les facteurs de variation et les possibilités d'induire l'ovulation, en agissant sur le milieu au sens large (photopériode, injection d'hormones, stress bénéfique, etc., voir la revue de Castellini 1996). La piste de la variabilité génétique de la fertilité n'a pas encore été vraiment explorée.

6 / Evolution des recherches en génétique

6.1 / Variabilité génétique de la compétition gestation-lactation

Les premiers résultats montrent l'importance de la compétition entre lactation et gestation sur le plan nutritionnel. Il semblerait qu'une amélioration de l'alimentation aurait une incidence surtout sur la fonction de lactation et sur les réserves corporelles de la lapine, et moins sur la croissance fœtale (Fortun-Lamothe 1998). Nous nous sommes demandés s'il pouvait y avoir une variabilité génétique de cette « gestion » des besoins simultanés de gestation et de lactation, en relation avec le format des femelles. Une comparaison de l'état des réserves corporelles et des performances de reproduction dans deux souches de femelles différant par leur format adulte a été réalisée. Elle n'a pas permis de mettre en évidence de façon certaine une relation entre format, bilan énergétique et performances de reproduction (Fortun-Lamothe et Bolet 1998).

6.2 / Prise en compte du poids dans les critères de sélection

L'amélioration génétique du lapin de chair repose, depuis 1970, sur l'utilisation d'une femelle métisse de souches prolifiques accouplée à un mâle de croisement terminal apportant une bonne croissance et des qualités bouchères. La recherche de la seule prolificité dans les populations femelles entraîne une diminution du format des souches sélectionnées que ne compense plus le croisement. Le multiplicateur subit un taux d'élimination croissant pour format insuffisant. Le producteur constate une fragilité croissante des reproductrices particulièrement au moment

de la mise bas, alors que la capacité d'ingestion est limitée chez les femelles légères. Ceci entraîne un déficit alimentaire en début de lactation, déficit qui est aggravé par une portée nombreuse et par le début d'une nouvelle gestation. Pour faire face à la diminution du poids des reproducteurs, un nouveau critère de sélection, le poids du lapereau à l'âge de 63 jours, a été ajouté à l'objectif de sélection de la souche A1077. Cette souche est diffusée ; il est donc malaisé d'analyser les conséquences de cette modification de l'objectif sur la fécondité et ses composantes, sur les qualités bouchères et sur l'efficacité alimentaire. Deux expériences de sélection permettront d'analyser cette question et d'entreprendre une étude génétique et biologique des caractéristiques de la croissance ; deux souches de formats initiaux différents seront soumises à une sélection divergente sur le poids à l'âge de 63 jours. Après cinq générations de sélection, les évolutions de la fécondité, de l'efficacité alimentaire, des qualités bouchères et des qualités de la viande seront analysées.

Références

- Bolet G., Esparbie J., Falières J., 1996. Relations entre le nombre de fœtus par corne utérine, la taille de portée à la naissance et la croissance pondérale des lapereaux. *Ann. Zootech.*, 45, 185-200.
- Castellini C., 1996. Recent advances in rabbit artificial insemination. 6^e Congrès mondial de Cuniculture, Toulouse, 9-12 juillet 1996, 2, 13-28.
- Fortun-Lamothe L., 1998. Effets de la lactation, du bilan énergétique et du rythme de reproduction sur les performances de reproduction chez la lapine primipare. 7^e Journées de la Recherche Cunicole en France, Lyon, 13-14 mai 1998. INRA-ITAVI, Paris, 257-260.
- Fortun-Lamothe L., Bolet G., 1995. Les effets de la lactation sur les performances de reproduction chez la lapine. *INRA Prod. Anim.*, 8, 49-56.
- Fortun-Lamothe L., Bolet G., 1998. Relations entre le format, l'évolution des réserves corporelles et les performances de reproduction chez la lapine primipare : comparaison de deux types génétiques. 7^es Journées de la Recherche Cunicole en France, Lyon, 13-14 mai 1998. INRA-ITAVI, Paris, 27-30.
- Kœhl P.F., 1997. GTE RENALAP 96 : une lapine produit 118 kg de viande par an. *Cuniculture*, 138, 247-252.
- Rinaldo D., Bolet G., 1988. Effect of selection for litter size at weaning on reproductive life of female rabbits. 4^e Congrès mondial de Cuniculture, Budapest, 10-14 octobre 1988, *Genetics and Physiology*, 269-275.
- Rochambeau H. de, 1998. La femelle parentale issue des souches expérimentales de l'INRA : évolutions génétiques et perspectives. 7^es Journées de la Recherche Cunicole en France, Lyon, 13-14 mai 1998. INRA-ITAVI, Paris, 3-14.
- Theau-Clément M., Roustan A., 1992. A study on relationships between receptivity and lactation in the doe and their influence on reproductive performance. *J. Appl. Rabbit Res.*, 15, 412-421.
- Tudela F., Poujardieu B., Gauzère J.M., 1998. Productivité de la lapine : préparation des reproducteurs. 7^es Journées de la Recherche Cunicole en France, Lyon, 13-14 mai 1998. INRA-ITAVI, Paris, 269-271.

J.-P. BIDANEL

INRA Station
de Génétique
quantitative
et appliquée
78352 Jouy-en-Josas
Cedex

Conséquences génétiques de l'accroissement de la prolificité des truies

La généralisation des programmes de sélection « hyperprolifériques » a conduit ces dernières années à une amélioration substantielle de la taille de la portée à la naissance dans les élevages de sélection et de multiplication. Les effets de cette sélection sont désormais perceptibles au niveau des élevages de production. Cet accroissement de la prolificité des truies va vraisemblablement s'amplifier dans les années à venir, lorsque les effets liés à la mise en place d'une évaluation génétique de type BLUP-modèle animal et à l'introduction des lignées synthétiques sino-européennes ou des races chinoises dans les schémas de croisement se feront sentir. Ce texte fait le point sur les conséquences génétiques de cette augmentation de la taille de la portée

à la naissance à partir des résultats expérimentaux et des estimations de paramètres génétiques disponibles dans la littérature.

1 / Conséquences génétiques d'une sélection sur la prolificité

1.1 / Sur les performances de reproduction

La sélection pour la prolificité est le plus souvent basée sur le nombre de porcelets nés totaux (NT) par portée. Ce choix n'est pas

sans conséquence. Il conduit certes à un accroissement des nombres de porcelets nés vivants (NV) et sevrés (SEV) par portée, mais également à une augmentation sensible, plus que proportionnelle, du nombre de porcelets mort-nés (tableau 1). Cet accroissement du nombre de mort-nés pourrait en partie être dû à une augmentation de la durée de la mise bas liée à une moindre aptitude des utérus de grande taille à éjecter les porcelets, ainsi qu'aux poids plus faibles et plus hétérogènes des porcelets issus de portées de grande taille.

Les variations du taux de survie entre la naissance et le sevrage (TS) sont plus difficiles à appréhender du fait de la fréquence des échanges de porcelets entre portées. Les estimations de corrélations génétiques entre TS et NT ou NV sont dans l'ensemble faibles, avec une valeur moyenne légèrement négative pour NT et positive pour NV (tableau 2). Une sélection sur NT conduit également à une augmentation du poids total de la portée à la naissance et à 21 jours (tableau 2), ce dernier traduisant un accroissement de la production laitière (PL) des truies. L'évolution favorable de PL est vraisemblablement liée pour l'essentiel à celle du nombre de porcelets, l'évolution de PL à nombre de porcelets constant n'étant pas connue. L'accroissement de NT aura par contre peu d'effets sur le nombre de tétines (NTET), les estimations de corrélations génétiques entre NTET et la taille de portée étant dans l'ensemble proches de zéro. On peut également noter que, si une sélection sur le taux d'ovulation (TO) a des effets limités sur NT, une sélection sur NT se traduit par un accroissement au moins équivalent de TO (Després *et al* 1992).

Les valeurs des corrélations génétiques entre les caractères de taille de portée et les autres caractères de reproduction sont en général faibles. Ainsi, les moyennes de la littérature pour les corrélations génétiques entre NT, NV ou SEV et l'âge à la puberté sont proches de zéro (tableau 2). Néanmoins, Després *et al* (1992) ont montré des différences notables de précocité sexuelle et de taux d'ovulation entre des truies de la lignée hyperproliférique Large White (LW) et des truies LW témoins. Les estimations de corrélations génétiques entre la prolificité des truies et les caractères sexuels mâles (croissance testiculaire, production spermatique) sont également en général proches de zéro (Rothschild et Bidanel 1997). Un certain antagonisme génétique entre l'intervalle sevrage - œstrus (ISO) et la prolificité est rapporté dans une expérience hollandaise de sélection visant à réduire l'intervalle sevrage - saillie fécondante (ISSF) (Ten Napel, communication personnelle), mais aucune différence d'ISSF n'est observée par Després *et al* (1992) entre truies LW hyperprolifériques et truies témoins.

1.2 / Sur les performances de production

L'augmentation de la taille de la portée à la naissance se traduit par une diminution du

Tableau 1. Réponses à une sélection sur la prolificité dans 5 expériences de sélection (d'après Blasco *et al* 1995).

Référence	Caractère		
	Nés totaux	Nés vivants	Mort-nés
Petit <i>et al</i> 1988	1,0	0,8	0,2
Herment <i>et al</i> 1994	1,3	1,0	0,3
Casey <i>et al</i> 1994	1,7	1,2	0,5
Bolet <i>et al</i> 1998	2,2	1,2	1,0
Sorensen (non publié)	0,8	0,4	0,4

Tableau 2. Corrélations génétiques entre la taille de portée et d'autres caractères de reproduction (d'après Rothschild et Bidanel 1997).

	Nés totaux	Nés vivants	Sevrés
Age à la puberté	0,04	0,04	0,10
Taux d'ovulation	0,16	0,16	0,10
Taux de survie naissance-sevrage	-0,11	0,16	0,53
Poids de la portée			
- à la naissance	0,62	0,65	0,70
- à 21 jours	0,45	0,61	0,80

poids moyen des porcelets à la naissance et de leur croissance pendant la période d'allaitement. Cet effet peut avoir des conséquences jusqu'en fin d'engraissement, comme tendent à l'indiquer les corrélations génétiques défavorables entre la taille de la portée et l'âge à 100 kg récemment obtenus en race Large White par Ducos et Bidanel (1996) ou Maignel *et al* (1998). Après le sevrage, les estimations des corrélations génétiques entre la prolificité et la vitesse de croissance sont par contre proches de zéro. Les liaisons génétiques entre la taille de la portée et l'épaisseur de lard dorsal ou la teneur en muscle de la carcasse sont également faibles, mais le plus souvent légèrement défavorables. Un certain antagonisme génétique pourrait par contre exister entre la consommation alimentaire en période de croissance et la prolificité des truies, comme tendent à le suggérer certains résultats récents (tableau 3).

Les liaisons génétiques entre les caractères de reproduction et de qualité de la viande sont quant à elles mal connues, mais vraisemblablement

Tableau 3. Effets d'une réduction de l'appétit en période de croissance sur les performances de la truie (d'après Kerr et Cameron 1996). CMJ+, CMJ- = lignées sélectionnées pour, respectivement, une augmentation et une diminution de la consommation moyenne journalière.

	Lignée CMJ-	Lignée CMJ+	Signification
Epaisseur de lard dorsal à la mise bas	25,7	30,7	*
Consommation alimentaire pendant la lactation	129	146	**
Nés vivants	11,2	10,7	
Gain moyen quotidien des porcelets avant sevrage	167	195	**
Poids de la portée à la naissance	13,7	12,7	
Poids de la portée au sevrage	64,0	74,4	**

* = P < 0,05 ; ** = P < 0,01.

blement assez proches de zéro. Hermesch *et al* (1995) présentent des corrélations génétiques non significatives entre la taille de la portée et le pH ou la perte au ressuyage. De même, Larzul (1997) n'observe aucune évolution notable de la prolificité dans une expérience de sélection visant à réduire le potentiel glycolytique du muscle. Des corrélations négatives entre la taille de la portée à la naissance et la couleur de la viande sont toutefois rapportées par Hermesch *et al* (1995).

Il convient également de noter que l'accroissement de la pression de sélection sur la prolificité se traduit inéluctablement par une baisse de la pression de sélection, et donc un progrès génétique moins important, pour les autres caractères de l'objectif de sélection. Ce phénomène est particulièrement sensible chez les verrats des lignées hyperprolifiques, qui sont en outre pénalisés par l'âge souvent relativement élevé de leur mère.

2 / Conséquences liées à l'utilisation des races prolifiques chinoises

2.1 / Sur les performances de reproduction

L'utilisation en croisement des races prolifiques chinoises a quant à elle des effets favorables, non seulement sur la taille de la portée à la naissance, mais également sur la plupart des autres caractères de reproduction. Comme l'ont montré Petit *et al* (1988), ces effets varient toutefois de façon importante en fonction de l'élevage. Les races Meishan et Jiaying présentent, aussi bien en race pure qu'en croisement, des aptitudes maternelles nettement supérieures à celle des races européennes ou nord-américaines, qui se traduisent, à taille de portée équivalente, par des taux de survie entre la naissance et le sevrage nettement supérieurs (Bidanel 1993, Lee et Haley 1995). Cette supériorité est en partie liée au nombre plus élevé de tétines, mais également aux caractéristiques comportementales des truies pures ou croisées Meishan. Schouten et Meunier-Salaun (1990) ont ainsi observé que les femelles Meishan avaient davantage de contacts avec leurs porcelets et allaitaient plus longtemps que des truies européennes. La production laitière des truies Meishan n'apparaît en revanche pas supérieure à celle de femelles européennes (Van der Steen et de Groot 1992), contrairement à celle des truies F1 Meishan x Large White, nettement plus élevée. Enfin, les truies Meishan présentent également des taux de mise bas plus élevés et des intervalles sevrage - œstrus réduits par rapport aux races occidentales (Després *et al* 1992). Ces bonnes caractéristiques de reproduction se retrouvent en partie dans les lignées sino-européennes, même si aucune comparaison rigoureuse avec les populations maternelles actuellement utilisées en Europe n'a pour l'instant été réalisée.

2.2 / Sur les performances de production

L'utilisation en croisement des races chinoises conduit à une détérioration des performances de production des produits terminaux, en particulier de carcasse (rendement, teneur en viande maigre) par rapport aux plans de croisement utilisant des types génétiques classiques (Legault *et al* 1985). Cette détérioration est proportionnelle au pourcentage de gènes Meishan chez les produits terminaux (Bidanel *et al* 1993), mais son impact économique est variable du fait notamment de la non linéarité de la liaison entre le prix de vente et le classement commercial des carcasses. Les effets sur la croissance et l'efficacité alimentaires sont beaucoup plus réduits du fait de l'importance des effets d'hétérosis sur ces caractères (Bidanel *et al* 1990 et 1993). Enfin, les porcs croisés Meishan tendent à avoir une meilleure qualité de viande que types génétiques européens (Bidanel *et al* 1993). La diminution des performances de production est moindre chez les produits terminaux issus de plans de croisement utilisant des lignées sino-européennes compte tenu de la sélection pour les performances de croissance et de carcasse pratiquée dans ces lignées. Cette diminution et, par voie de conséquence, l'intérêt économique des lignées sino-européennes, est directement liée à l'efficacité de la sélection pratiquée (Bidanel 1989).

Références

- Bidanel J.P., 1989. Etude de stratégies de valorisation en croisement de la race Meishan. 3 - Evaluation comparée de différents systèmes de croisement. Journées Rech. Porcine en France, 21, 361-366.
- Bidanel J.P., 1993. Estimation of crossbreeding parameters between Large White and Meishan porcine breeds. III. Dominance and epistatic components of heterosis on reproductive traits. Genet. Sel. Evol., 25, 263-281.
- Bidanel J.P., Caritez J.C., Legault C., 1990. Estimation of crossbreeding parameters between Large hite and Meishan porcine breeds. II. Growth before weaning and growth of females during the growing and reproductive periods. Genet. Sel. Evol., 22, 431-445.
- Bidanel J.P., Caritez J.C., Gruand J., Legault C., 1993. Growth, carcass and meat quality performance of crossbred pigs with graded proportions of Meishan genes. Genet. Sel. Evol., 25, 83-99.
- Blasco A., Bidanel J.P., Haley C.S., 1995. Genetics and neonatal survival. In : M.A. Varley (ed), The neonatal pig. Development and survival, 17-38. CAB International, UK.
- Bolet G., Bidanel J.P., Ollivier L., 1998. Selection for litter size in pigs : efficiency of closed and open nucleus strategies. Genet. Sel. Evol. (soumis pour publication).
- Casey D., Rathje T.A., Johnson R.K., 1994. Second thoughts on selection for components of reproduction in swine. In : Proc. 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 17, 315-318.

- Després P., Martinat-Botté F., Lagant H., Terqui M., Legault C., 1992. Comparaison des performances de reproduction des truies appartenant à trois génotypes : Large White(LW), Large White « Hyperprolifique » (LWH), Meishan (MS). Journées Rech. Porcine en France, 24, 25-30.
- Ducos A., Bidanel J.P., 1996. Genetic correlations between production and reproductive traits measured on-farm, in the Large-White and French Landrace breeds. J. Anim. Breed. Genet., 113, 493-504.
- Herment A., Runavot J.P., Bidanel J.P., 1994. Une nouvelle évaluation de l'intérêt de la voie hyperprolifique chez le porc. Journées Rech. Porcine en France, 315-320.
- Hermesch S., Luxford B.G., Graser H.U., 1995. Genetic relationships between litter size and meat quality traits in Australian pigs. In : J.A.M. Van Arendonk (ed), Book of Abstracts of the European Association for Animal Production, G1.18.
- Kerr J.C., Cameron N.D., 1996. Genetic and phenotypic relationships between performance test and reproduction traits in Large White pigs. Anim. Sci., 62, 531-540.
- Larzul, C., 1997. Variabilité génétique d'une mesure *in vivo* du potentiel glycolytique musculaire chez le porc. Relations avec les performances, les caractéristiques du muscle et la qualité technologique des viandes. Thèse de Doctorat, Institut National Agronomique Paris-Grignon, France.
- Lee G.J., Haley C.S., 1995. Comparative farrowing to weaning performance in Meishan and Large White pigs and their crosses. Anim. Sci., 60, 269-280.
- Maignel L., Bidanel J.P., Guéblez R., 1998. Intérêt d'une pesée au sevrage dans le contrôle de performances en ferme. Journées Rech. Porcine en France, 30, 101-107.
- Petit G., Runavot J.P., Legault C., Gruand J., 1988. Evaluation en race pure et en croisement de la lignée hyperprolifique Large White dans un réseau d'élevages de multiplication et de production. Journées Rech. Porcine en France, 20, 309-314.
- Rothschild M.F., Bidanel J.P., 1997. Biology and genetics of reproduction. In : M.F. Rothschild and A. Ruvinsky (eds), The genetics of the pig, 313-343. CAB International, UK.
- Shouten W.G.P., Meunier-Salaun M.C., 1990. Behavioural and physiological changes around farrowing in Meishan, Large White and crossbred Dutch Landrace x Great Yorkshire sows. In : M. Molénat and C. Legault (eds), Chinese pig symposium, July 5-6, 1990, Toulouse, France, 167-178.
- Van der Steen H.A.M., de Groot P.N., 1992. Direct and maternal breed effects on growth and milk intake of piglets : Meishan versus Dutch breeds. Livest. Prod. Sci., 30, 361-374.

Influence de la nutrition sur le fonctionnement de l'axe gonadotrope

L'augmentation de la taille de la portée s'accompagne d'une élévation de la production laitière et de l'appétit des truies. Cependant, l'augmentation de l'appétit est généralement insuffisante pour couvrir les dépenses nutritionnelles associées au surcroît de production laitière. Aussi, le risque de déficit nutritionnel en lactation augmente-t-il avec la prolificité des truies. Ce déficit est susceptible d'altérer les performances ultérieures de reproduction des truies (revues : Aherne et Kirkwood 1985, Dourmad *et al* 1994, Quesnel et Prunier 1995a). Ainsi, chez la truie en première lactation, un déficit nutritionnel élevé induit un allongement de l'intervalle sevrage-ovulation et peut conduire à un abaissement du taux d'ovulation et de la survie embryonnaire (Zak *et al* 1997). Chez la truie multipare, les effets du niveau alimentaire pendant la lactation sur le retour en œstrus, la fécondité, la survie embryonnaire et la taille de la portée à la naissance sont très peu marqués (Kirkwood *et al* 1988a, Varley et Prime 1993). Les effets du déficit nutritionnel pendant la lactation sur la fonction de reproduction de la truie se manifestent donc avec le plus d'acuité chez la jeune

femelle. Ce texte analyse les effets de la nutrition sur le moment et le taux d'ovulation après avoir fait un rappel sur la physiologie de l'axe hypothalamus-hypophyse-ovaires.

1 / Principales caractéristiques du fonctionnement de l'axe gonadotrope

Chez la truie mature, quel que soit le stade physiologique, des follicules sortent continuellement de la réserve des follicules primordiaux, entrent en croissance et dégèrent pour la plupart (= atresie). Cette phase de croissance des follicules jusqu'à 2 mm de diamètre est quasi indépendante des sécrétions des hormones gonadotropes LH et FSH (Driancourt *et al* 1995). Cinq à dix jours avant l'ovulation, une cinquantaine de follicules en croissance (de 2 à 5 mm) sont recrutés sous l'influence d'un signal encore mal déterminé (équilibre entre gonadotropines, facteurs locaux ?). Parmi ces follicules, dix à trente

A. PRUNIER,
H. QUESNEL

INRA Station
de Recherches
Porcines,
35590 Saint-Gilles

seront sélectionnés sous l'effet d'une accélération du rythme des pulses de LH concomitante à une diminution de la sécrétion de FSH (revue : Hunter *et al* 1992). L'œstradiol sécrété en grande quantité par les follicules sélectionnés induit le comportement d'œstrus et, par rétrocontrôle positif, la décharge ovulatoire de LH. Chez une truie cyclique, le recrutement a lieu en fin de phase lutéale (5-7 jours avant l'ovulation) et la sélection en phase de croissance préovulatoire (3-5 jours avant l'ovulation) (revue : Hunter *et al* 1992). Chez une truie allaitante puis tarie, le recrutement aurait lieu juste après le sevrage des porcelets (4-5 jours avant l'ovulation).

La synthèse et la libération de LH par les cellules hypophysaires sont étroitement contrôlées par le GnRH d'origine hypothalamique. Aussi, la sécrétion de LH, pulsatile, est sous la dépendance de facteurs agissant essentiellement sur l'activité des neurones à GnRH. Ces facteurs comprennent de très nombreux neuropeptides issus du système nerveux central qui permettent d'intégrer les effets de l'environnement interne (stade de maturité, statut nutritionnel, état sanitaire...) et externe (lumière, température, environnement social...). Ainsi, pendant la lactation, les stimuli émis par les porcelets à chaque tétée inhibent la sécrétion pulsatile de LH (revue : Quesnel et Prunier 1995b). Cette action est due, au moins en partie, à l'effet inhibiteur d'opiopeptides d'origine hypothalamique sur la libération du GnRH. La FSH est également sécrétée par l'hypophyse et le GnRH joue un rôle important dans le contrôle de sa synthèse et de sa libération. Cependant, il existe une régulation différenciée de FSH et de LH qui se traduit par des variations non parallèles des concentrations sanguines de LH et de FSH. Cette dissociation s'explique par l'existence de rétrocontrôles négatifs d'origine gonadique qui s'exercent principalement au niveau hypophysaire et qui sont beaucoup plus intenses pour FSH que pour LH.

2 / Effets de la nutrition sur le fonctionnement de l'axe gonadotrope

La nutrition peut affecter le fonctionnement de l'axe hypothalamus-hypophyse-ovaires soit au niveau supérieur, en modulant la sécrétion des hormones gonadotropes, soit directement au niveau ovarien en affectant les régulations endocrines, paracrines et autocrines.

2.1 / Au niveau hypothalamo-hypophysaire

Quel que soit le stade physiologique (truie prépubère, cyclique ou en lactation) la restriction alimentaire globale a peu d'effet sur les niveaux circulants moyens de LH et de FSH mais inhibe la pulsativité de LH (Flowers *et al* 1989, Prunier *et al* 1993a, Quesnel *et al* 1998a). La restriction alimentaire induit une

augmentation du contenu hypophysaire en LH chez des truies cycliques (Cooper *et al* 1973). De même, la réponse hypophysaire à l'injection de GnRH est plus élevée après un rationnement alimentaire sévère, aussi bien chez les cochettes prépubères entières que chez des truies matures ovariectomisées (Armstrong et Britt 1987, Prunier *et al* 1993a). L'ensemble de ces observations suggère que le déficit nutritionnel agit plutôt sur la libération de LH dans le sang que sur sa synthèse hypophysaire.

Peu d'études ont recherché l'implication des différents types de nutriments dans les effets de la restriction alimentaire sur la fonction de reproduction de la truie. Les résultats disponibles montrent qu'à niveau énergétique constant la réduction de l'apport en lysine et en protéines a une influence négative sur la sécrétion de LH chez des truies allaitantes et sur le retour en œstrus après le sevrage (King et Martin 1989, Tokach *et al* 1992a). Ces mêmes études suggèrent que les effets de l'apport en acides aminés ne se manifestent que si l'apport en énergie n'est pas limitant et réciproquement.

Les effets de la nutrition sur la sécrétion de LH peuvent être dus à l'action de médiateurs métaboliques agissant au niveau hypothalamique ou directement au niveau hypophysaire. Les médiateurs possibles sont des nutriments (glucose, acides aminés, acides gras libres notamment) ou des hormones impliquées dans la régulation du métabolisme (insuline, GH, IGF-I, cortisol, hormones thyroïdiennes, leptine). Une autre hypothèse est que la clairance métabolique des stéroïdes serait réduite en cas de rationnement alimentaire, ce qui induirait une élévation des concentrations sanguines des stéroïdes et donc du rétrocontrôle négatif des ovaires sur l'unité hypothalamo-hypophysaire. Cette hypothèse est attractive mais n'a pas de véritable support expérimental. Jusqu'à présent les recherches ont concerné principalement l'implication du glucose et de l'insuline.

Certains auteurs ont étudié l'influence, sur la sécrétion de LH, d'une perfusion de glucose (truie prépubère : Booth 1990, truie allaitante : Tokach *et al* 1992b) ou d'une supplémentation en insuline chez des truies diabétiques ou normales (revue : Cox *et al* 1997). D'autres auteurs ont recherché, chez des truies en lactation, l'influence d'un jeûne prolongé, qui induit une hypoglycémie et une insulïnémie très basse (Rojkittikhun *et al* 1993). L'ensemble des résultats montre que l'insuline n'est pas indispensable au maintien d'une sécrétion normale de LH, au moins à court terme (4 à 6 jours). Aussi, il est peu probable que les variations associées aux repas ou aux modifications physiologiques du déficit nutritionnel aient des effets notables sur la sécrétion basale de LH.

L'influence des acides gras libres sur la sécrétion de LH a été beaucoup moins étudiée (Barb *et al* 1991 et 1995). Il semblerait qu'ils aient une influence inhibitrice au niveau hypophysaire. Parmi les autres médiateurs

possibles, le cortisol (Prunier *et al* 1993a) et surtout la GH, dont les niveaux de sécrétion augmentent sous l'effet du déficit nutritionnel (Quesnel *et al* 1998b) sont de bons candidats. Cependant, les expériences réalisées pour rechercher les effets de la GH et du cortisol sur la sécrétion de LH ont donné des résultats contradictoires et peu convaincants. Il n'y a que très peu de résultats expérimentaux concernant les effets de la leptine chez la truie. Les données obtenues montrent que cette hormone, sécrétée par le tissu adipeux, inhibe l'appétit (Porc : Barb *et al* 1998), augmente le métabolisme basal (rongeurs : revue de Rohner-Jeanrenaud et Jeanrenaud 1997) et est susceptible de stimuler la sécrétion de LH (Souris : Ahima *et al* 1996). Aussi, il est possible que la leptine affecte la fonction de reproduction de la truie via une action directe sur l'unité hypothamo-hypophysaire et/ou via la modification du statut nutritionnel.

Les effets des médiateurs de la nutrition sur la libération pulsatile de LH passeraient, au moins en partie, par l'action de neuropeptides issus du système nerveux central agissant eux-mêmes sur les neurones à GnRH. Cette voie a été peu explorée chez le Porc et les seules données disponibles concernent l'action inhibitrice des opiopeptides sur la pulsativité de LH (Armstrong et Britt 1987). Les résultats obtenus chez des truies matures en anœstrus après restriction alimentaire très sévère ne montrent pas de modification de l'inhibition exercée par les opiopeptides.

Quand le rationnement alimentaire induit une diminution de la pulsativité de LH, le processus de sélection n'a pas lieu et les follicules préovulatoires ne peuvent pas se développer dans l'ovaire. Il en résulte un retard de l'ovulation (chez la truie primipare : Prunier *et al* 1993b, Zak *et al* 1997) ou l'arrêt des ovulations (chez la truie cyclique : Armstrong et Britt 1987).

2.2 / Au niveau ovarien

Un rationnement alimentaire induit aussi une diminution du taux d'ovulation chez la cochette cyclique (revue : Aherne et Kirkwood 1985) et chez la truie primipare tarie (Zak *et al* 1997). Les variations du taux d'ovulation peuvent être liées à des modifications pendant la maturation des follicules préovulatoires et/ou lors du développement des follicules plus petits. L'hypothèse d'un effet direct des facteurs nutritionnels sur ces petits follicules est d'autant plus vraisemblable que leur croissance n'est pas (ou peu) dépendante des hormones gonadotropes. Ainsi, un rationnement alimentaire induit une diminution du pourcentage des petits follicules non atrétiques (1-3 mm) chez la truie prépubère (Dufour *et al* 1985) et chez la truie allaitante (Quesnel *et al* 1998a).

Toutes les hormones dont les concentrations dépendent en grande partie du statut métabolique de l'animal et dont les effets modulateurs de l'activité folliculaire ont été montrés *in vitro* sont des médiateurs potentiels des

effets nutritionnels. Parmi ces hormones, l'insuline et l'IGF-I sont des candidats privilégiés, d'une part parce que leurs niveaux circulants sont réduits chez l'animal en déficit énergétique, et d'autre part parce que leurs actions positives sur la folliculogénèse ont été clairement montrées *in vitro*.

Des injections d'insuline induisent, chez des truies cycliques, une augmentation du taux d'ovulation et une diminution du taux d'atrésie des follicules de 3 à 6 mm et, chez des truies prépubères stimulées par la PMSG, une diminution de l'atrésie des petits follicules (< 3 mm) et une augmentation des concentrations folliculaires d'IGFI (revue : Cox *et al* 1997). A l'inverse, des truies diabétiques dont le traitement par l'insuline est suspendu présentent une augmentation du taux d'atrésie des follicules et une diminution des concentrations folliculaires d'IGF-I. Ces résultats suggèrent que l'insuline diminuerait l'atrésie des follicules de moyenne et de petite tailles, soit par des effets propres, soit via une diminution de l'IGF-I intra-folliculaire.

L'étude du rôle de l'IGF-I dans la régulation de la folliculogénèse chez l'animal entier est compliquée par l'existence d'une synthèse hépatique d'IGF-I sous l'action de la GH et d'une synthèse locale dans l'ovaire. La réalimentation de cochettes rationnées induit une augmentation des niveaux périphériques d'IGF-I sans effet sur les concentrations ovariennes, suggérant que les synthèses hépatique et ovarienne sont contrôlées de manière différenciée (Chartlon *et al* 1993). Au contraire, chez des truies allaitantes en déficit énergétique intense, nous avons montré une diminution simultanée des concentrations périphériques et folliculaires d'IGF-I et une augmentation de la GH plasmatique (Quesnel *et al* 1998a et b). Aussi on peut supposer que le découplage existant entre la sécrétion de GH et celle d'IGF-I hépatique existe également au niveau ovarien chez l'animal en déficit nutritionnel. De plus, la biodisponibilité de l'IGF-I dépendant de sa liaison aux protéines de liaison (IGF-BPs), des études de l'effet du déficit énergétique sur les concentrations des IGF-BPs dans l'ovaire s'avèrent nécessaires chez la truie.

Les effets de la GH sur les performances de reproduction sont variables selon les études et, parfois, dans la même expérience. Des injections de GH à des truies cycliques induisent une augmentation du taux d'ovulation chez les truies qui ovulent, mais aussi une augmentation du pourcentage de truies en anœstrus (Kirkwood *et al* 1988b). Des truies prépubères sécrétant de grandes quantités de GH, à la suite d'un transfert de gène, présentent un nombre réduit de grands follicules (Guthrie *et al* 1993). Par contre, des truies ayant un implant de GH pendant six semaines présentent des concentrations plasmatiques et folliculaires d'IGF-I et un nombre de follicules de taille moyenne élevés par rapport aux truies témoins (Echternkamp *et al* 1994). Ces effets variables de la GH pourraient s'expliquer d'une part par les traite-

ments (durée, dose de GH) et, d'autre part, par l'existence de trois voies d'action possibles pour la GH (récepteurs ovariens de la GH, IGF-I plasmatique et IGF-I ovarien).

L'ensemble de ces résultats suggère que l'insuline et la GH seraient des médiateurs primaires des effets nutritionnels sur l'activité ovarienne et l'IGF-I un médiateur secondaire (ovarien). D'autres médiateurs doivent être considérés comme le cortisol et les hormones thyroïdiennes, mais les études de leurs effets sur l'ovaire sont rares et contradictoires chez la truie. Concernant la leptine, il n'y a pas de résultats expérimentaux chez le Porc. La mise en évidence d'ARNm codant pour le récepteur à la leptine dans l'ovaire de femme (Cioffi *et al* 1996) de même que des études *in vitro* sur le modèle murin laissent penser que la leptine pourrait agir directement au niveau ovarien (Zachov et Magoffin 1997).

Conclusion

La taille de la portée est susceptible d'influencer les performances de reproduction via la modification du statut nutritionnel ou de l'intensité des stimuli neuroendocriniens émis par les porcelets, ces stimuli ayant une action inhibitrice sur la sécrétion de LH. Les effets défavorables du déficit nutritionnel sur le moment et le taux d'ovulation sont dus principalement à l'inhibition de la pulsativité de LH et à l'action de médiateurs métaboliques directement au niveau de l'ovaire. La nature des médiateurs métaboliques impliqués dans l'inhibition de la sécrétion de LH n'est pas déterminée, les recherches focalisées jusqu'à présent sur le glucose et l'insuline ayant donné des résultats peu convaincants. Les effets directs sur l'ovaire pourraient impliquer l'insuline et les hormones de l'axe somatotrope (GH/IGF-I).

Références

- Aherne F.X., Kirkwood R.N., 1985. Nutrition and sow prolificacy. *J. Reprod. Fert., Suppl.*, 33, 169-183.
- Ahima R.S., Prabakaran D., Mantzoros C., Qu D., Lowell B., Maratos-Flier E., Flier J.S., 1996. Role of leptin in the neuroendocrine response to fasting. *Nature*, 382, 250-252.
- Armstrong J.D., Britt J.H., 1987. Nutritionally-induced anestrus in gilts : metabolic and endocrine changes associated with cessation and resumption of estrous cycles. *J. Anim. Sci.*, 65, 508-523.
- Barb C.R., Kraeling R.R., Barrett J.B., Rampacek G.B., Campbell R.M., Mowles T.F., 1991. Serum glucose and free fatty acids modulate growth hormone and luteinizing hormone secretion in the pig. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 198, 636-642.
- Barb C.R., Kraeling R.R., Rampacek G.B., 1995. Glucose and free fatty acid modulation of growth hormone and luteinizing hormone (LH) secretion by cultured porcine pituitary cells. *J. Anim. Sci.*, 73, 1416-1423.
- Barb C.R., Yan X., Azain M.J., Kraeling R.R., Rampacek G.B., Ramsay T.G., 1998. Recombinant porcine leptin reduces feed intake and stimulates growth hormone secretion in swine. *Domest. Anim. Endocrinol.*, 15, 77-86.
- Booth P.J., 1990. Metabolic influences on hypothalamic-pituitary-ovarian function in the pig. *J. Reprod. Fert. Suppl.*, 42, 89-100.
- Charlton S.T., Cosgrove J.R., Glimm D.R., Foxcroft G.R., 1993. Ovarian and hepatic insulin-like growth factor-I gene expression and associated metabolic responses in prepubertal gilts subjected to feed restriction and refeeding. *J. Endocrinol.*, 139, 143-152.
- Cioffi J.A., Shafer A.W., Zupancic T.J., Smith-Gbur J., Mikhail A., Platika D., Snodgrass H.R., 1996. Novel B219.OB receptor isoforms : possible role of leptin in hematopoiesis and reproduction. *Nature Med.*, 2, 585-589.
- Cooper K.J., Brooks P.H., Cole D.J.A., Haynes N.B., 1973. The effect of feed level during the oestrous cycle on ovulation, embryo survival and anterior LH potency in the gilt. *J. Reprod. Fert.*, 32, 71-78.
- Cox N.M., *et al*, 1997. Control of follicular development and ovulation rate in pigs. *J. Reprod. Fert., Suppl.*, 52, 4231-4246.
- Dourmad J.Y., Etienne M., Prunier A., Noblet J., 1994. The effect of energy and protein intake of sows on their longevity : a review. *Livest. Prod. Sci.*, 40, 87-97.
- Driancourt M.A., Locatelli A., Prunier A., 1995. Effects of gonadotropin deprivation on follicular growth in gilts. *Reprod. Nutr. Dev.*, 35, 663-673.
- Dufour J.J., Fahmy M.H., Flipot P.M., 1985. Follicular development during the prepuberal period of different morphological types of ovaries in Hampshire and Yorkshire gilts fed two planes of nutrition. *J. Anim. Sci.*, 61, 1201-1210.
- Echternkamp S.E., Spicer L.J., Klindt J., Vernon R.K., Yen J.T., Buonomo F.C., 1994. Administration of porcine somatotropin by a sustained-release implant : effects on follicular growth concentrations of steroids and insulin-like growth factor-I, and insulin-like growth factor binding protein activity in follicular fluid of control, lean, and obese gilts. *J. Anim. Sci.*, 72, 2431-2440.
- Flowers B., Martin M.J., Cantley T.C., Day B.N., 1989. Endocrine changes associated with a dietary-induced increase in ovulation rate (flushing) in gilts. *J. Anim. Sci.*, 67, 771-778.
- Guthrie H.D., Pursel V.G., Bolt D.J., Cooper B.S., 1993. Expression of a bovine growth hormone transgene inhibits pregnant mare's serum gonadotropin-induced follicle maturation in prepuberal gilts. *J. Anim. Sci.*, 71, 3409-3413.
- Hunter M.G., Biggs C., Faillace L.S., Picton H.M., 1992. Current concepts of folliculogenesis in monovular and polyovular farm species. *J. Reprod. Fert., Suppl.*, 45, 21-38.
- King R.H., Martin G.B., 1989. Relationship between protein intake during lactation LH levels and oestrus activity in first-litter sows. *Anim. Reprod. Sci.*, 19, 283-292.
- Kirkwood R.N., Mitaru B.N., Gooneratne A.D., Blair R., Thacker P.A., 1988a. The influence of dietary energy intake during successive lactations on sow prolificacy. *Can. J. Anim. Sci.*, 68, 283-290.

- Kirkwood R.N., Thacker A., Gooneratne A.D., Guedo B.L., Laarveld B., 1988b. The influence of exogenous growth hormone on ovulation rate in gilts. *Can. J. Anim. Sci.*, 68, 1097-1103.
- Prunier A., Martin C., Mounier A.M., Bonneau M., 1993a. Metabolic and endocrine changes associated with undernutrition in the peripubertal gilt. *J. Anim. Sci.*, 71, 1887-1894.
- Prunier A., Etienne M., Dourmad J.Y., 1993b. Feeding level, metabolic parameters and reproductive performance of primiparous sows. *Livest. Prod. Sci.*, 37, 185-196.
- Quesnel H., Prunier A., 1995a. L'ovulation après le tarissement des truies : mécanismes physiologiques et facteurs de variation. *INRA Prod. Anim.*, 8, 165-176.
- Quesnel H., Prunier A., 1995b. Endocrine bases of lactational anestrus in the sow. *Reprod. Nutr. Dev.*, 35, 395-414.
- Quesnel H., Pasquier A., Mounier A.M., Prunier A., 1998a. Influence of feed restriction during lactation on gonadotropic hormones and ovarian development in primiparous sows. *J. Anim. Sci.*, 76, 856-863.
- Quesnel H., Pasquier A., Mounier A.M., Louveau I., Prunier A., 1998b. Influence of feed restriction in primiparous lactating sows on body condition and metabolic parameters. *Reprod. Nutr. Dev.*, 38 (sous presse).
- Rohner-Jeanrenaud E., Jeanrenaud B., 1997. Central nervous system and body weight regulation. *Ann. Endocrinol. (Paris)*, 58, 137-142.
- Rojkittikhun T., Uvnäs-Moberg K., Einarsson S., 1993. Plasma oxytocin, prolactin, insulin and LH after 24 h of fasting and after refeeding in lactating sows. *Acta Physiol. Scand.*, 148, 413-419.
- Tokach M.D., Pettigrew J.E., Dial G.D., Wheaton J.E., Crooker B.A., Johnston L.J., 1992a. Characterization of luteinizing hormone secretion in the primiparous lactating sow : relationship to blood metabolites and return-to-estrus interval. *J. Anim. Sci.*, 70, 2195-2201.
- Tokach M.D., Pettigrew J.E., Dial G.D., Wheaton J.E., Crooker B.A., Koketsu Y., 1992b. Influence of glucose infusions on luteinizing hormone secretion in the energy-restricted primiparous lactating sow. *J. Anim. Sci.*, 70, 2202-2206.
- Varley M.A., Prime G.R., 1993. The effect of food intake on prolificacy and plasma progesterone concentrations in primiparous sows. *Livest. Prod. Sci.*, 34, 267-279.
- Zachov R.J., Magoffin D.A., 1997. Direct intraovarian effects of leptin : impairment of the synergistic action of insulin like growth factor-I on follicle-stimulating hormone-dependent estradiol-17 β production by rat ovarian granulosa cells.
- Zak L.J., Cosgrove J.R., Aherne F.X., Foxcroft G.R., 1997. Pattern of feed intake and associated metabolic and endocrine changes differentially affect post-weaning fertility in primiparous lactating sows. *J. Anim. Sci.*, 75, 208-216.

Alimentation et gestion des réserves corporelles de la truie : conséquences sur sa longévité

J.Y. DOURMAD,
M. ÉTIENNE,
J. NOBLET

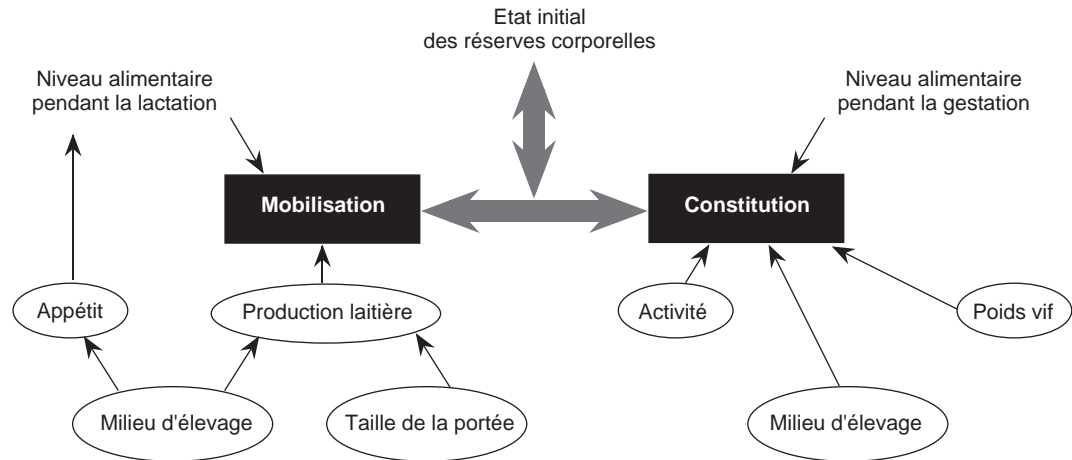
INRA Station
de Recherches
Porcines,
35590 St-Gilles

Au cours des dernières années, les performances de reproduction des truies se sont largement améliorées, pour atteindre aujourd'hui une moyenne de 23,2 porcelets sevrés par truie et par an, et près de 30 dans les meilleurs élevages. Cette amélioration s'explique en partie par l'accélération du rythme de reproduction, en particulier la réduction de la durée d'allaitement et de l'intervalle sevrage-saillie fécondante. La prolificité moyenne dans les élevages a également augmenté, après une période de relative stabilité, pour atteindre aujourd'hui 12 porcelets nés par portée, dont 11,3 nés vivants. Le développement récent des lignées hyperprolifiques accélère encore cette évolution, le nombre de porcelets par portée dans ces lignées étant proche de 14 dans les meilleurs élevages (près de 13 porcelets nés vivants). En lactation, si l'on considère à la fois les effets de l'accroissement de la taille de la portée allaitée et l'augmentation de la vitesse de croissance des porcelets, on peut estimer que le gain de poids

moyen journalier de la portée, qui est un bon indicateur de la production laitière, s'est amélioré de plus de 50 % au cours des 20 dernières années (2 500 à 3 000 g/j vs 1 500 à 2 000 g/j).

Cette évolution des performances des truies en gestation et en lactation s'est accompagnée de profondes modifications dans leurs besoins nutritionnels, alors que leurs réserves adipeuses et leur capacité d'ingestion ont plutôt diminué. Dans les conditions optimales, une truie peut sevrer plus de 8 portées pendant sa carrière, soit plus de 100 porcelets au cours d'une vie productive d'environ 4 ans. Cependant, peu de femelles (environ 10 %) atteignent ce niveau de production et les truies sont réformées après 4,5 portées en moyenne, en ayant sevré moins de 45 porcelets. Ceci pénalise les performances économiques de l'élevage.

L'étude bibliographique de l'influence des apports alimentaires sur la longévité (Dourmad *et al* 1994) a montré qu'une bonne ma-

Figure 1. Principaux facteurs de variation des réserves corporelles chez la truie.

trise des apports de protéines et d'énergie est nécessaire pour optimiser la longévité de la truie. En effet, au cours des cycles successifs de reproduction, ses réserves corporelles fluctuent au rythme des gestations et des lactations qui se succèdent (figure 1). De nombreux travaux ont montré qu'une déplétion excessive des réserves corporelles pendant la lactation est préjudiciable aux performances ultérieures de reproduction. En fait, il semble exister un seuil critique en deçà duquel le retour en œstrus après le sevrage est retardé et le taux de fécondation diminué, en particulier après la première lactation. Les causes n'en sont pas encore élucidées, mais le statut métabolique et l'état des réserves adipeuses ou protéiques au moment du sevrage paraissent impliqués (Quesnel et Prunier 1995). A l'inverse, un poids vif élevé et un état d'engraissement excessif en fin de gestation accroissent les risques d'apparition de problèmes péri-partum et de réforme en raison de troubles de la locomotion. La plupart des effets de l'alimentation sur la reproduction semblent donc associés à des variations extrêmes des réserves corporelles (Dourmad *et al* 1994). Aussi, il est important de suivre une stratégie alimentaire adaptée à chaque truie, en relation avec son propre niveau de production, son comportement et le milieu d'élevage, de façon à maintenir pendant toute la carrière les réserves corporelles dans la zone optimale permettant de limiter les troubles de la reproduction et de maximiser la longévité. En pratique, l'estimation des réserves corporelles de la truie peut être réalisée à partir de la mesure de l'épaisseur de lard dorsal et du poids vif (Dourmad *et al* 1997), ou encore à l'aide d'un système de notation basé sur la description visuelle de certains repères anatomiques.

Les recommandations nutritionnelles moyennes, telles qu'elles étaient proposées jusqu'à présent (INRA 1989) sont peu adaptées pour prendre en compte cette nécessité d'individualiser les apports alimentaires, d'autant moins que l'on assiste à une certaine diversification des objectifs et des modes de

production. Les conditions de production peuvent différer de façon importante entre les élevages, en relation avec le type de logement ou encore avec la saison. Au sein d'un même élevage, on note également une variabilité importante des besoins entre animaux, en fonction de l'âge, du numéro de portée et des performances. C'est pourquoi l'approche factorielle, qui consiste à quantifier les différentes dépenses des animaux et l'influence des facteurs de variation, remplace progressivement l'utilisation de recommandations moyennes. Elle permet de mieux adapter les apports à chaque situation d'élevage, voire à chaque animal. Cette approche a été largement utilisée pour déterminer les besoins énergétiques des truies en gestation et en lactation (Noblet *et al* 1990) et, dans une moindre mesure, les besoins en acides aminés (Dourmad *et al* 1991). Bien que très utile en pratique, l'approche factorielle présente cependant des limites. En effet, elle ne permet pas de prédire la réponse des animaux aux apports de nutriments, alors que la connaissance de cette réponse est souvent nécessaire pour définir une stratégie d'alimentation à long terme. C'est pourquoi des modèles plus dynamiques d'utilisation des nutriments par la truie sont à l'étude.

Dans l'état actuel des connaissances, il est donc possible de définir une stratégie alimentaire propre à chaque truie du troupeau, en fonction de ses performances antérieures et des objectifs de production. Des travaux à venir permettront sûrement d'améliorer la précision de cette prédiction, ce qui renforcera encore leur intérêt pratique. Néanmoins, ce niveau d'approche restera insuffisant pour intégrer les mécanismes physiologiques sous-jacents, comme ceux qui sont impliqués dans les interactions nutrition - reproduction. Des modèles plus mécanistes, fonctionnant sur des pas de temps plus courts avec un niveau d'approche plus fin (organe ou cellule) seront nécessaires pour prendre en compte ces effets, mais leurs bases biologiques sont encore insuffisantes pour envisager de les utiliser en pratique.

Références

Dourmad J.Y., Étienne M., Noblet J., 1991. Contribution à l'étude des besoins en acides aminés de la truie en lactation. Journées Rech. Porcine en France, 23, 61-68.

Dourmad J.Y., Étienne M., Prunier A., Noblet J., 1994. The effect of energy and protein intake of sows on their longevity : a review. Livest. Prod. Sci., 40, 87-97.

Dourmad J.Y., Étienne M., Noblet J., Causeur D., 1997. Prédiction de la composition chimique des

truies reproductrices à partir du poids vif et de l'épaisseur de lard dorsal. Journées Rech. Porcine en France, 29, 255-262.

INRA, 1989. L'alimentation des animaux monogastriques. INRA Editions, Paris.

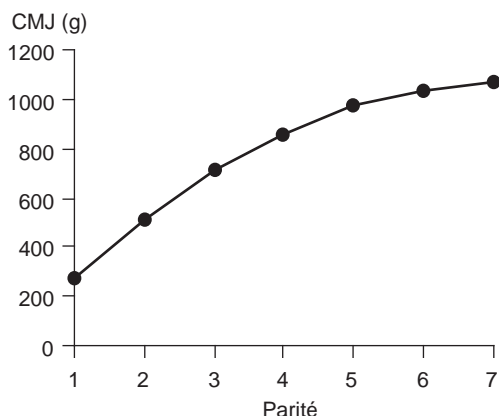
Noblet J., Dourmad J.Y., Étienne M., 1990. Energy utilization in pregnant and lactating sows : modeling of energy requirements. J. Anim. Sci., 68, 562-572.

Quesnel H., Prunier A., 1995. L'ovulation après le tarissement des truies : mécanismes physiologiques et facteurs de variation. INRA Prod. Anim., 8, 165-176.

Facteurs de variation de l'appétit des truies en lactation

Au cours de ces dernières années, le nombre de porcelets produits et sevrés par truie s'est accru. Dans le même temps, l'appétit des truies en lactation n'a pas augmenté, voire a diminué, accentuant ainsi le déficit nutritionnel auquel la femelle est soumise pendant cette période d'exportation intense de nutriments. Ce phénomène pose le problème de l'élaboration d'une stratégie d'alimentation puisqu'il faut faire coïncider les besoins nutritionnels et la capacité des truies à ingérer suffisamment d'aliment. En fait, il apparaît que la consommation moyenne journalière (CMJ) des truies est influencée à la fois par des facteurs intrinsèques de l'animal mais également par des facteurs extrinsèques, liés aux conditions d'élevage. L'étude de ces facteurs a déjà fait l'objet d'une revue par Dourmad (1988), ce texte l'actualise avec les résultats publiés depuis.

Figure 1. Effet marginal de la parité sur la consommation moyenne journalière d'aliment (CMJ) pendant la lactation (d'après O'Grady et al 1985).



1 / Caractéristiques de la truie

Numéro de portée

L'augmentation de la CMJ avec la parité est principalement observée au cours des premières portées. En effet, les travaux de O'Grady *et al* (1985) mettent en évidence une augmentation curvilinéaire de la CMJ (figure 1) jusqu'à la 6^e portée, alors qu'au-delà elle plafonne (Lynch 1989). Cependant, il s'agit de prendre en compte également l'augmentation parallèle de la taille de la portée et du poids de la truie, qui s'accompagnent d'un accroissement des besoins d'entretien et de production et donc potentiellement de la CMJ.

Taille de la portée

L'augmentation du nombre de porcelets s'accompagne d'un accroissement de la production quotidienne de lait (Elsley 1971) et, souvent, d'une mobilisation accrue des réserves corporelles. En effet, d'après Lynch (1989), la CMJ augmente en moyenne de 200 g/j par porcelet alors que le besoin en aliment correspondant serait de 500 à 600 g (Verstegen *et al* 1985). L'effet du nombre de porcelets sur la CMJ est cependant de moins en moins important quand la taille de la portée s'accroît (O'Grady *et al* 1985).

Stade de lactation

La CMJ augmente avec le stade de lactation pour atteindre un plateau, mais, en pratique, les principales variations de CMJ pendant la lactation sont dues à la conduite alimentaire imposée au cours de la première semaine suivant la mise bas. A partir d'un grand nombre de données collectées sur le terrain, Koketsu *et al* (1996) ont pu établir six

N. QUINIOU,
J.-Y. DOURMAD*,
J. NOBLET*

Institut Technique
du Porc,
La Motte-au-Vicomte,
35650 Le Rheu

*INRA, Station
de Recherches
Porcines,
35590 Saint-Gilles

Tableau 1. Répartition des truies ($n = 19\ 393$) issues d'élevages du sud du Minnesota et du nord de l'Iowa (Etats-Unis) selon la cinétique de prise alimentaire au cours de la lactation (Koketsu et al 1996).

Catégorie	% dans la population
Augmentation rapide après la mise bas	17,8
Diminution rapide après le pic de consommation	38,3
Diminution lente après le pic de consommation	25,8
CMJ faible pendant toute la lactation	1,2
CMJ faible pendant la première semaine de lactation	1,5
Augmentation progressive pendant toute la lactation	15,4

catégories de truies suivant la cinétique de prise alimentaire au cours de la lactation (tableau 1). En fait, d'après Moser *et al* (1987) et Neil (1996), les truies alimentées à volonté dès la mise bas consomment en moyenne plus d'aliment par jour pendant la lactation que celles rationnées après la mise bas et ce résultat est lié au fait que la quantité d'aliment allouée pendant la première semaine après la mise bas n'influence pas les niveaux de consommation au cours des trois semaines suivantes. La crainte d'agalactie ou de chute d'appétit précoce contribue toutefois, dans les élevages, au maintien d'un rationnement relatif après la mise bas.

Sélection génétique

De même que pour les porcs en croissance, l'appétit des truies en lactation est influencé par les critères retenus pour la sélection génétique. Ainsi, la sélection génétique pour l'obtention d'animaux de plus en plus maigres n'a pas le même effet sur l'appétit des truies quand elle est réalisée sur la base d'un appétit faible ou sur la base d'un dépôt quotidien de maigre élevé. En effet, après une sélection sur sept générations en condition d'alimentation *ad libitum*, Kerr et Cameron (1996) constatent que la CMJ pendant la lactation est inférieure de 12 % chez les truies issues d'une lignée sélectionnée pour un faible appétit par rapport aux témoins, alors que les truies en lactation issues d'une lignée sélectionnée pour une vitesse élevée de dépôt de maigre consomment 13 % d'aliment en plus que les truies témoins.

2 / Conditions d'élevage

La température est la composante climatique dont l'effet est le plus étudié à l'heure actuelle. En effet, les travaux disponibles (Black *et al* 1993) montrent que la zone de confort thermique de la truie correspond à une plage de température allant de 12 à 20 °C, celle du porcelet à la naissance allant de 30 à 35 °C. En pratique, la température ambiante dans les maternités dépasse donc fréquemment la température critique supérieure de la truie. La fréquence des problèmes posés par les températures élevées est souvent liée aux caractéristiques du climat, de la saison, de la période de la journée. Ces pro-

blèmes sont encore accentués par la conception des bâtiments et la mauvaise maîtrise de l'ambiance.

Température

Les résultats disponibles s'accordent sur l'effet négatif des températures élevées sur l'appétit des truies. Le facteur limitant la CMJ semble être alors la capacité de la truie à dissiper sa chaleur interne. Celle-ci peut être réduite *via* une diminution de la consommation d'aliment et donc de l'extra-chaleur associée (Noblet *et al* 1985), et par une diminution de la mobilisation des réserves corporelles pour la production laitière (Messias de Bragança *et al* 1995). La compilation de la bibliographie a permis à Black *et al* (1993) d'établir qu'une augmentation de 1 °C de la température ambiante entre 16 et 32 °C s'accompagne en moyenne d'une diminution de 2,4 MJ d'énergie digestible ingérée par jour. Cependant, la plupart des travaux disponibles comparent deux niveaux constants de température au cours de la lactation. Or, il est probable que l'effet de la température sur la prise alimentaire ne soit pas linéaire. Par ailleurs, aucun résultat ne permet actuellement, à notre connaissance, d'établir si la truie est sensible ou non à des variations nycthémérales de la température selon l'amplitude et la valeur moyenne considérée.

Les systèmes de refroidissement par ventilation spécifique du groin de la truie ou par aspersion d'eau au goutte à goutte sur la tête semblent efficaces pour lutter contre les effets négatifs de la chaleur (McGlone *et al* 1988).

Lumière

En comparant des périodes d'éclairage de 8-12 h et 12-16 h, Prunier *et al* (1994) constatent que la production laitière des truies est identique pour les deux traitements, mais que l'augmentation de la photopériode est associée à une moindre perte de poids, notamment en période chaude (juin *vs* janvier). Ce résultat pourrait indiquer un effet favorable de la durée journalière d'éclairage sur la CMJ des truies, y compris lorsque les températures sont élevées, ce qui serait en accord avec un comportement alimentaire essentiellement diurne (Dourmad 1993).

Concentration énergétique et protéique de l'aliment

Des essais ont été conduits afin de compenser la diminution de CMJ des truies quand la température augmente par un accroissement des teneurs des régimes en nutriments, notamment leur teneur en énergie (Dourmad 1988). Les expériences de Cox *et al* (1983), Schönherr *et al* (1989) et Coffey *et al* (1994) ont consisté à compléter des aliments avec des matières grasses (+ 10 % de lipides en moyenne). L'augmentation de la concentration énergétique s'accompagne d'une ingestion d'énergie plus élevée, malgré une CMJ moindre, mais cet apport supplémentaire

d'énergie correspond presque directement à une exportation plus importante de lipides dans le lait. En définitive, cette stratégie s'accompagne de meilleures performances de croissance de la portée mais n'a pas d'effet probant sur la truie. Une autre voie de recherche permettant de diminuer l'extra-chaaleur associée à l'aliment serait de diminuer la teneur en protéines, le besoin en acides aminés essentiels restant couvert en supplémentant l'aliment avec des acides aminés de synthèse. Il s'agit cependant de respecter l'équilibre des apports en acides aminés : un apport trop faible en tryptophane par rapport aux apports de valine et d'isoleucine, par exemple, entraîne une chute de CMJ entre 6 et 12 jours après la mise bas (Trottier et Easter 1995).

Fréquence et présentation des repas

Libal et Walstrom (1983, cités par Dourmad 1988) ont montré que l'augmentation du nombre de repas de 1 à 3 contribuait à accroître la CMJ des truies de l'ordre de 15 %. Par contre, le passage de deux à trois distributions par jour n'a aucun effet sur la CMJ (Genest et D'Allaire 1995). Il est donc possible, compte tenu de ces résultats, que les truies aient deux moments préférentiels de consommation dans la journée. L'humidification des aliments sous forme de farine semble également avoir un effet positif sur la CMJ (+ 12 % : O'Grady et Lynch 1978, + 3 % : Danielsen et Nielsen 1984, + 5 % : Genest et D'Allaire 1995). Ce système pose cependant des problèmes d'hygiène dus à la fermentation de l'aliment distribué sous forme de soupe, et il reste à vérifier si l'humidification des granulés exerce également un effet positif ou non sur la CMJ.

Alimentation pendant la lactation

Un niveau d'apport énergétique élevé pendant l'ensemble de la gestation entraîne une diminution de la CMJ pendant la lactation. Ainsi, en accord avec des travaux antérieurs, Dourmad (1993) a montré que l'accroissement du niveau alimentaire de 2,25 à 2,7 kg/j pendant la gestation entraîne une chute de la CMJ de 280 g/j pendant la lactation, le bilan de gain de poids sur le cycle étant cependant en faveur des truies recevant 2,7 kg/j pendant la gestation. La différence de CMJ pendant la lactation doit être mise en relation avec l'état d'engraissement de la truie à la mise bas. A l'inverse, l'accroissement du niveau alimentaire pendant la gestation sans augmentation de l'apport d'énergie (par dilution de l'aliment avec des sources de parois végétales) semble exercer un effet favorable sur la CMJ pendant la lactation (Farmer *et al* 1996).

Conclusion

Les facteurs influençant la consommation spontanée des truies en lactation sont nombreux et de natures différentes. De même que

le mentionnait Dourmad (1988), il est important de rappeler les difficultés à quantifier les effets respectifs de ces facteurs selon qu'ils sont liés à l'animal, à la conduite d'élevage, à l'aliment... Parmi ces derniers points, l'étude des interactions entre la température et la nature de l'aliment distribué devrait permettre de mieux raisonner les apports de nutriments en fonction de la température et de mieux gérer les répercussions négatives affectant les performances ultérieures de reproduction et la longévité de la truie.

Références bibliographiques

- Black J.L., Mullan B.P., Lorsch M.L., Giles L.R., 1993. Lactation in the sow during heat stress. *Livest. Prod. Sci.*, 35, 153-170.
- Coffey M.T., Diggs B.G., Handlin D.L., Knabe D.A., Maxwell C.V.J., Noland P.R., Prince T.J., Gromwell G.L., 1994. Effects of dietary energy during gestation and lactation on reproductive performance of sows ; a cooperative study. *J. Anim. Sci.*, 72, 4-9.
- Cox N.M., Britt J.H., Armstrong W.D., Alhusen H.D., 1983. Effect of feeding fat and altering weaning schedule on rebreeding in primiparous sows. *J. Anim. Sci.*, 56, 21-29.
- Danielsen V., Nielsen H.E., 1984. The influence of different feeding levels on the performance of lactating sows. In : Proc. 35th annual meeting of the EAAP, 6-9 August 1984, The Hague, The Netherlands, NP3-20.
- Dourmad J.-Y., 1988. Ingestion spontanée d'aliment chez la truie en lactation : de nombreux facteurs de variation. *INRA Prod. Anim.*, 1, 141-146.
- Dourmad J.-Y., 1993. Standing and feeding behaviour of the lactating sow : effect of feeding level during pregnancy. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 37, 311-319.
- Elsley F.W.H., 1971. Nutrition and lactation in the sow. In : I.R. Falconer (ed), Proc. 17th Easter School in Agricultural Science : Lactation, 393-411. Butterworths, London.
- Farmer C., Robert S., Matte J.J., 1996. Lactation performance of sows fed a bulky diet during gestation and receiving growth hormone-releasing factor during lactation. *J. Anim. Sci.*, 74, 1298-1306.
- Genest M., D'Allaire S., 1995. Feeding strategies during the lactation period for first-parity sows. *Can. J. Anim. Sci.*, 75, 461-467.
- Kerr J.C., Cameron N.D., 1996. Responses of gilt post-farrowing traits and pre-weaning piglet growth to divergent selection for components of efficient lean growth rate. *Anim. Sci.*, 63, 523-531.
- Koketsu Y., Dial G.D., Pettigrew J.E., Marsch W.E., King V.L., 1996. Influence of imposed feed intake patterns during lactation on reproductive performance and on circulating levels of glucose, insulin, and lutheinizng hormone in primiparous sows. *J. Anim. Sci.*, 74, 1036-1046.

Lynch P.B., 1989. Voluntary food intake of sows and gilts. In : A.T. Smith and T.L.J. Lawrence (eds), Pig housing and the environment, 71-77. Brit. Soc. Anim. Prod., Edinburgh.

McGlone J.J., Stansbury W.F., Tribble L.F., 1988. Management of the lactating sow during heat stress : effects of water dript, snout coolers, floor type and a high energy-density diet. *J. Anim. Sci.*, 66, 885-891.

Messias de Bragança M., Quesnel H., Mounier A.-M., Prunier A., 1995. Influence de la température ambiante sur les performances zootechniques et certains paramètres sanguins chez des truies Large White primipares. *Journées Rech. Porcine en France*, 27, 37-44.

Moser R.L., Cornelius S.G., Pettigrew J.E., Hanke H.E., Heeg T.R., Miller K.P., 1987. Influence of post-partum feeding method on performance of the lactating sow. *Livest. Prod. Sci.*, 16, 91-99.

Neil M., 1996. *Ad libitum* lactation feeding of sows introduced immediately before, at, or after farrowing. *Anim. Sci.*, 63, 497-505.

Noblet J., Le Dividich J., Bikawa T., 1985. Interaction between energy level in the diet and environmental temperature on the utilization of energy in growing pigs. *J. Anim. Sci.*, 61, 452-459.

O'Grady J.F., Lynch P.B., 1978. Voluntary feed intake by lactating sows : influence of system of feeding and nutrient density of the diet. *Ir. J. Agric. Res.*, 17, 1-5.

O'Grady J.F., Lynch P.B., Kearney P.A., 1985. Voluntary feed intake by lactating sows. *Livest. Prod. Sci.*, 12, 355-365.

Prunier A., Dourmad J.-Y., Etienne M., 1994. Effect of light regimen under various ambient temperatures on sow and litter performance. *J. Anim. Sci.*, 72, 1461-1466.

Schönherr W.D., Stahy T.S., Cromwell G.L., 1989. The effects of dietary fat or fiber addition on yield and composition of milk from sows housed in warm or hot environment. *J. Anim. Sci.*, 67, 482-495.

Trottier N.L., Easter R.A., 1995. Dietary and plasma branched-chain amino acids in relation to tryptophan : effect on voluntary feed intake and lactation metabolism in the primiparous sow. *J. Anim. Sci.*, 73, 1086-1092.

Verstegen M.W.A., Mesu J., van Kempen G.J.M., Geerse C., 1985. Energy balances of lactating sows in relation to feeding level and stage of lactation. *J. Anim. Sci.*, 60, 731-740.

M. ÉTIENNE,
M.-C. PÈRE

INRA Station
de Recherches
Porcines,
35590 Saint-Gilles

Adaptations physiologiques et métaboliques au cours de la gestation chez la truie

Apports nutritionnels et performances de reproduction

Les quantités d'énergie ou de protéines allouées aux truies gravides n'affectent pas en général la taille de la portée. En revanche, l'augmentation des apports énergétiques accroît le poids du porcelet à la naissance (Henry et Etienne 1978). L'effet est plus marqué chez les truies multipares (+ 37 g/Mcal ; R = 0,65) que chez les primipares (+ 15 g/Mcal ; R = 0,30). Seules des conditions extrêmes d'apports de protéines (aliments composés quasi exclusivement de céréales, régimes protéoprives) provoquent une réduction de poids des porcelets nouveau-nés (Dué et Sève 1978).

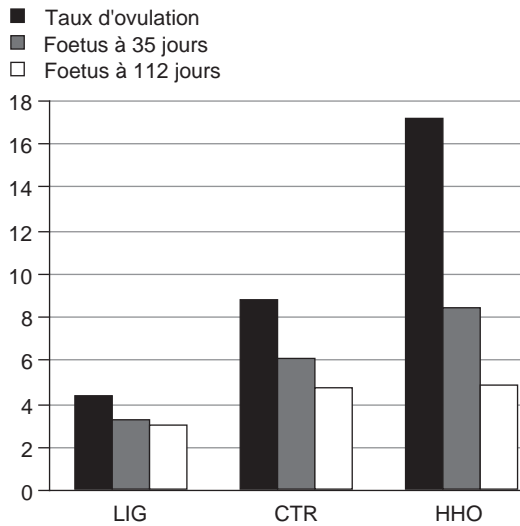
Adaptations maternelles et fœtales

Capacité utérine

La truie n'est capable de conduire à terme qu'un nombre limité de fœtus. Cette limitation, appelée capacité utérine, est caractéris-

tique du type génétique et de l'individu. Différents modèles permettant de faire varier le nombre potentiel d'embryons ont été utilisés. La régularisation de la taille de la portée intervient précocement, généralement avant 35 jours de gestation. Cependant, lorsque l'effectif potentiel (taux d'ovulation) est important, des différences persistent à ce stade, et la mortalité tardive des fœtus est accrue. Les effets d'une augmentation ou d'une restriction de l'espace utérin disponible par fœtus sur le développement de la portée ont été étudiés en comparant des truies témoins (CTR), des femelles HHO ayant subi une hémihystérovaryectomie droite (l'effectif initial d'embryons dans la corne utérine subsistante est deux fois plus important que dans chacune des cornes des truies du lot CTR), et des truies LIG dont l'oviducte gauche était ligaturé (l'effectif initial d'embryons dans chacune des deux cornes utérines est deux fois plus faible que celui du lot CTR). La figure 1 présente l'évolution du nombre de fœtus par corne utérine pendant la gestation dans les trois groupes expérimentaux. A 35 jours de gestation, la hiérarchie du nombre de fœtus par corne utérine est la même qu'au début, mais les écarts entre les groupes sont fortement atténués en raison d'une mortalité

Figure 1. Evolution au cours de la gestation du nombre de fœtus par corne utérine (Père et al 1995). *LIG, CTR et HHO* : voir texte.



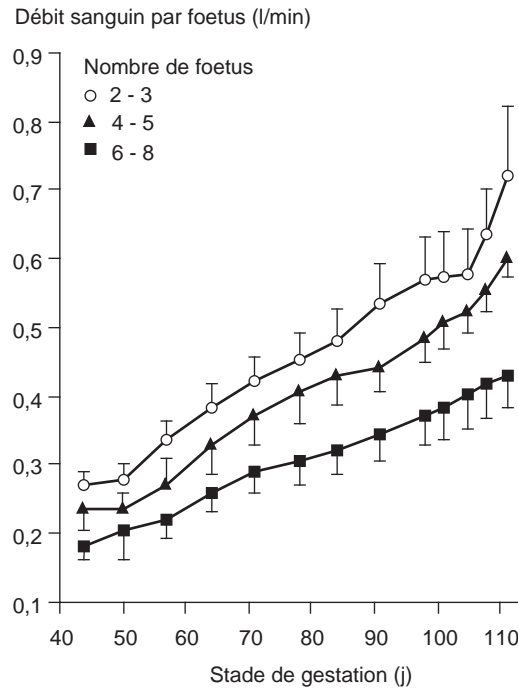
embryonnaire précoce d'autant plus élevée que le nombre initial d'embryons était important. Cet effet se poursuit par la suite, l'écart entre les groupes CTR et HHO ayant disparu en fin de gestation. Le poids moyen des porcelets à la naissance dépend de leur effectif en début de gestation, ce qui indique que la compétition entre les fœtus intervient tout au long de la gestation. Dans l'exemple précédent, il était respectivement de 1,50, 1,38 et 1,27 kg dans les lots LIG, CTR et HHO. On n'a donc pas intérêt à accroître le taux d'ovulation au-delà de celui qui est nécessaire pour maximiser la taille de la portée.

Apports nutritionnels aux fœtus

Les apports nutritionnels aux fœtus dépendent notamment du débit sanguin et des concentrations des substrats au niveau de l'utérus gravide. Ces facteurs ont été étudiés en recourant aux modèles utilisés pour mettre en évidence la capacité utérine, qui permettent de faire varier la taille de la portée et la croissance des fœtus.

Chez la truie, le débit sanguin utérin augmente de façon linéaire au cours de la gestation (Père *et al* 1996). Il est d'autant plus élevé que l'effectif de fœtus dans la corne utérine est plus important : il passe de 0,8 à 1,7 l/min/corne utérine entre 44 et 111 jours de gestation chez les truies LIG, et de 1,2 à 2,8 l/min chez les truies CTR ou de 1,1 à 2,6 l/min chez les truies HHO. L'augmentation du débit sanguin utérin jusqu'au terme n'avait pas été montrée antérieurement chez la truie, vraisemblablement pour des raisons d'ordre méthodologique (Ford *et al* 1984, Reynolds *et al* 1985) ; elle est conforme à ce qui est trouvé dans les autres espèces. A tous les stades de mesure, le débit sanguin/fœtus est d'autant plus élevé que le nombre de fœtus est plus faible (figure 2). Ceci explique que les porcelets à la naissance soient d'autant moins lourds que la taille de portée est plus impor-

Figure 2. Effet du nombre de fœtus dans la corne utérine sur l'évolution du débit sanguin utérin par fœtus au cours de la gestation (Père et al 1996).



tante. L'augmentation du débit sanguin utérin pendant la gestation constitue donc une adaptation majeure aux besoins croissants de l'utérus gravide. Cette adaptation est cependant partielle, puisque le rapport débit sanguin/poids des fœtus dans la corne passe de 1,77 à 0,39 ml/min par gramme entre 44 et 111 jours de gestation.

La disponibilité en substrats dans le sang maternel varie avec le stade de gestation et la taille de la portée *in utero* (tableau 1). Les concentrations de glucose, d'acides gras libres, et des substrats gluconéogéniques (glycérol, lactate, alanine), plus élevées à la fin qu'au milieu de la gestation, révèlent leur plus grande disponibilité pour l'utérus gravide. Ceci permet de répondre à l'accroissement des besoins du conceptus pendant la dernière partie de la gestation. Les concentrations de glucose sont plus faibles, et celles des acides gras libres et du glycérol plus élevées chez les

Tableau 1. Concentrations plasmatiques des substrats et de l'insuline (Père et al 1997).

Lot	LIG		TEM		HHO	
	60	110	60	110	60	110
Stade de gestation, jours	60	110	60	110	60	110
Taille de la portée (112 j)	5,8		9,4		4,8	
Poids de la portée (kg)	8,9		12,9		5,9	
Glucose (mmol/l)	5,06	5,08	4,69	4,92	5,12	5,34
Insuline (μ UI/ml)	26	7	11	5	18	11
NEFA (μ mol/l)	109	262	174	447	118	291
Glycérol (μ mol/l)	20	37	30	61	30	49
Lactate (mmol/l)	7,98	7,94	8,69	10,74	8,00	12,60
Alanine (μ mol/l)	421	464	355	525	436	496
Urée (mmol/l)	2,88	3,16	2,80	3,30	2,82	3,01

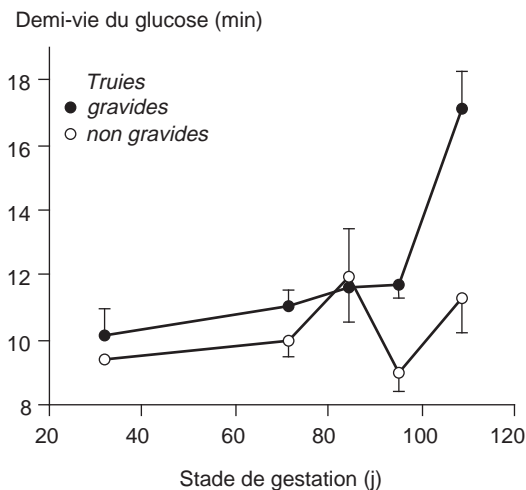
truies dont les portées sont de plus grande taille et de poids plus élevé. Le glucose semble ainsi davantage prélevé par l'utérus, et une lipolyse accrue se produit pour répondre aux besoins énergétiques de la mère. Tout ceci montre donc que des modifications métaboliques se mettent en place chez la truie pour s'adapter aux besoins de l'utérus gravide.

La placentation épithélio-choriale de la truie limite les échanges de substrats entre la mère et ses fœtus. Comme dans les autres espèces étudiées, le glucose est le principal substrat énergétique pour le fœtus de porc (Père 1995, tableau 2). Le transfert materno-fœtal du glucose est particulièrement faible dans cette espèce puisque la pente de la régression entre les glycémies fœtale et maternelle n'est que de 0,30 (Père 1997). Le lactate et le fructose, produits par le placenta, sont en concentration élevée chez le fœtus (2,6 fois plus de lactate que chez la truie, et absence de fructose chez la mère). Les coefficients d'extraction sont respectivement de 14 et de 8 % pour le glucose et le lactate au niveau ombilical. Contrairement à d'autres espèces (homme, cobaye), le passage transplacentaire des acides gras est extrêmement faible chez le porc.

Sensibilité à l'insuline chez la truie

Pour faire face à la demande croissante en glucose de la portée, la mise en place progressive d'un état de résistance à l'insuline en fin de gestation chez la mère a été décrite dans de nombreuses espèces (Leturque *et al* 1987). Cette situation permet d'augmenter la part de glucose transféré vers les fœtus au détriment des tissus maternels, qui utilisent alors davantage d'autres substrats énergétiques, tels les acides gras. L'évolution des profils postprandiaux de glucose, d'insuline et d'acides gras libres, et celle de la tolérance au glucose au cours de la gestation chez la truie, montrent qu'une diminution de la sensibilité à l'insuline se développe également dans cette espèce à partir de 85 jours de gestation, et que cet état s'accroît jusqu'au terme (figure 3). Cette adaptation semble cependant plus limitée que dans les autres espèces : la quantité d'insuline sécrétée reste constante et les

Figure 3. Evolution de la demi-vie du glucose au cours de la gestation chez des truies gravides ou chez des truies non gravides (Etienne *et al* 1997).



concentrations des acides gras libres n'augmentent qu'en dernière semaine de gestation. Le porc est d'ailleurs une espèce particulièrement sensible à l'insuline et des résultats préliminaires semblent montrer que la truie multipare l'est encore plus que la nullipare. Ces particularités spécifiques, jointes à la faible perméabilité placentaire aux substrats, notamment aux acides gras, contribuent à expliquer les réserves énergétiques réduites du porc nouveau-né.

Références

- Duée P.H., Sève B., 1978. Alimentation azotée du porc. Journées Rech. Porcine en France, 10, 167-208.
- Etienne M., Père M.-C., Dourmad J.-Y., 1997. Adaptations du métabolisme glucidique chez la truie multipare. Effets de la gestation et du niveau d'alimentation. Journées Rech. Porcine en France, 29, 73-80.
- Ford S.P., Reynolds L.P., Ferrell C.L., 1984. Blood flow, steroid secretion and nutrient uptake of the gravid uterus during periparturient period in sows. J. Anim. Sci., 59, 1085-1091.
- Henry Y., Etienne M., 1978. Alimentation énergétique du porc. Journées Rech. Porcine en France, 10, 119-166.
- Leturque A., Haughel S., Ferré P., Girard J., 1987. Glucose metabolism in pregnancy. Biol. Neonate, 51, 64-69.
- Père M.-C., 1995. Maternal and fetal blood levels of glucose, lactate, fructose, and insulin in the conscious pig. J. Anim. Sci., 73, 2994-2999.
- Père M.-C., 1997. Effects of meal intake on materno-fœtal exchanges of glucose in the pig. In : J.P. Laplace, C. Février and A. Barbeau (eds), Digestive physiology in the pig, EAAP Publication, n°88, 180-184. INRA, Paris.

Tableau 2. Relations nutritionnelles materno-fœtales (Père 1995).

	Truie			Fœtus		
	Artère	Veine	Extraction ⁽¹⁾	Veine	Artère	Extraction ⁽²⁾
Glucose (mmol/l)	5,00	4,74	0,26***	2,30	2,00	0,31***
Insuline (μ U/ml)	16,4	14,9	1,4**	—	—	—
Lactate (mmol/l)	0,90	0,88	0,03	2,49	2,33	0,16***
Fructose (mmol/l)	—	—	—	4,59	4,57	-0,01
NEFA (μ mol/l)	622	620	0	105	89	16**

⁽¹⁾ Concentration artérielle - concentration veineuse.

⁽²⁾ Concentration dans la veine ombilicale - concentration dans l'artère ombilicale.

Père M.-C., Dourmad J.-Y., Etienne M., 1995. Mise en évidence de la capacité utérine chez la truie. *Journées Rech. Porcine en France*, 27, 19-24.

Père M.-C., Dourmad J.-Y., Etienne M., 1996. Variation du débit sanguin utérin au cours de la gestation chez la truie. *Journées Rech. Porcine en France*, 28, 371-378.

Père M.-C., Dourmad J.-Y., Etienne M., 1997. Effect of number of pig embryos in the uterus on their survival and development and on maternal metabolism. *J. Anim. Sci.*, 75, 1337-1342.

Reynolds L.P., Ford S.P., Ferrell C.L., 1985. Blood flow and steroid and nutrient uptake of the gravid uterus and fetus of sows. *J. Anim. Sci.*, 61, 968-974.

Conséquences de l'augmentation de la prolificité des truies sur la survie et la croissance du porcelet

P. HERPIN,
J. LE DIVIDICH

INRA Station
de Recherches
Porcines,
35590 St-Gilles

La prolificité des truies et le nombre de porcelets sevrés par truie et par an constituent le premier facteur de rentabilité d'un élevage de porcs. Les cochettes d'origine hyperprolifique sont en nombre croissant dans les élevages de production et permettent actuellement un gain de 10 % par rapport aux contemporaines sur la taille de portée à la naissance. Ainsi, 18,5 % des portées nées en 1995/1996 avaient une taille supérieure à 15 porcelets (J. Dagorn, communication personnelle). Mais ce progrès génétique considérable ne sera pleinement valorisé que lorsque l'on parviendra à mieux maîtriser la survie postnatale et la croissance des porcelets en surnombre. Après un bref rappel des principaux facteurs associés à une mortalité postnatale élevée, le texte présente les conséquences de l'augmentation de la taille de la portée sur la survie et la croissance des porcelets ainsi que les solutions envisageables pour mieux gérer les porcelets surnuméraires, avant de conclure sur les pistes de recherche à privilégier à l'avenir.

ment rappelés, de nombreuses synthèses ayant été publiées sur le sujet (voir par exemple Herpin et Le Dividich 1995). La survie du porcelet dépend à la fois : 1) de son état physiologique à la naissance (poids et maturité) ; 2) de l'homogénéité des poids intra-portée, afin d'éviter une compétition excessive entre les animaux ; 3) des conditions de mise bas, une parturition prolongée s'accompagnant d'un risque accru d'asphyxie ou d'hypoxie transitoire ; 4) des conditions d'ambiance au sein de la case de mise bas, la sensibilité du nouveau-né au froid nécessitant son maintien à une température de 33-34 °C au cours du premier jour de vie ; 5) de son aptitude à ingérer rapidement une quantité suffisante de colostrum, source d'immunoglobulines et d'énergie ; et enfin 6) des qualités maternelles et des aptitudes laitières de la truie, afin de réduire les problèmes d'écrasement et d'optimiser la production de colostrum et de lait.

Qu'en est-il dans les lignées hyperprolifiques ? A notre connaissance, aucune étude scientifique ne s'est pour le moment spécifiquement attachée à préciser les conséquences de l'hyperprolificité sur la survie et la croissance des nouveau-nés. Nous tentons ci-dessous de décrire et d'analyser ces conséquences sur la base de quelques données expérimentales sur l'effet de la taille de la portée et des observations faites actuellement dans les élevages.

1 / Mortalité néonatale

Malgré l'amélioration des techniques d'élevage et l'approfondissement des connaissances en matière de nutrition et de physiologie de la truie et du porcelet, la mortalité néonatale est restée particulièrement élevée dans l'espèce porcine. Entre 1975 et 1994, elle a chuté de 18,7 à 17,9 % des porcelets nés et de 15 à 12,7 % des nés vivants. Ces chiffres masquent cependant une très importante hétérogénéité entre les élevages, les meilleurs éleveurs réussissant à réduire ces chiffres de 3 à 4 points. Dans plus des deux tiers des cas, cette mortalité se manifeste au cours des deux premiers jours de vie et est associée aux problèmes d'écrasement et de faiblesse des porcelets : animaux légers, de faible vitalité et/ou consommant une quantité insuffisante de colostrum (J. Dagorn, communication personnelle).

Les facteurs prédisposant le nouveau-né à une mortalité précoce ne seront que briève-

2 / Conséquences de l'augmentation de la taille de la portée sur la survie et la croissance du porcelet

L'augmentation de la taille de la portée s'accompagne d'une augmentation des pertes et d'une réduction de la croissance des porcelets, particulièrement marquées pour les portées de taille supérieure à 12 (Nielsen 1981, Legault 1985). Ceci est confirmé par une

enquête plus récente réalisée en Bretagne en 1992 (Pellois 1993). Ainsi, pour des portées de 8, 12 et 15 porcelets la mortalité totale avant sevrage est respectivement de 12,5 %, 16,5 % et 24,7 %, et le gain moyen quotidien au cours des trois premières semaines de vie atteint 186 g, 166 g et 147 g. La réduction de la croissance est probablement liée à la sévère compétition observée entre les porcelets et aux limites des capacités lactières de la truie, tandis que l'augmentation de la mortalité postnatale provient indirectement de la réduction du poids à la naissance, de la vitalité du nouveau-né et de l'augmentation de la durée de la mise bas.

2.1 / Effet de la réduction du poids à la naissance

Lorsque la taille de la portée augmente, la proportion d'animaux de poids inférieur à 1 kg augmente considérablement (Caugant et Guéblez 1993) et peut atteindre plus de 20 % pour les portées de taille supérieure à 15 porcelets (England 1986). Cela s'accompagne aussi d'une augmentation de l'hétérogénéité des poids intra-portée, particulièrement défavorable pour la survie (English et Smith 1975). En suivant les performances de plus de 1 800 porcelets issus de truies LWxLR et de verrats LWxP, Caugant et Guéblez (1993) ont clairement démontré ces effets en comparant les porcelets de poids inférieur à 1 kg aux porcelets dont le poids à la naissance est compris entre 1,5 et 2 kg : chez les porcelets légers, les pertes avant sevrage sont augmentées (36 contre 5 %), le poids au sevrage est plus faible de 27 % (5,98 contre 8,15 kg) et le GMQ global ainsi que le taux de muscle à l'abattage diminuent respectivement de 6,8 % (549 contre 589 g/j) et 0,4 point (55,2 contre 55,6 %).

L'effet défavorable d'un faible poids à la naissance s'explique à la fois par la réduction des capacités thermorégulatrices et par la plus faible vigueur des porcelets les plus légers. A cet égard, il convient de préciser que ces problèmes métaboliques ne se limitent pas au cas extrême des porcelets hypotrophes (moins de 800 g, Hayashi *et al* 1987) et peuvent aussi concerner des porcelets de poids relativement correct, compris entre 1 et 1,2 kg (P. Herpin, données non publiées). Ainsi, nous avons récemment montré que les capacités thermorégulatrices des porcelets LW à la naissance étaient altérées en-dessous d'un poids moyen d'environ 1,2 kg : le métabolisme de sommet, qui correspond à la production de chaleur maximale au froid, est réduit (0,52 contre 0,64 kJ/min/kg), il est obtenu à une température ambiante plus élevée (18,7 contre 16°C) et le quotient respiratoire est plus élevé (0,95 contre 0,91) indiquant une moindre utilisation des lipides. Ces porcelets sont donc plus fragiles à la naissance, une fragilité probablement encore accentuée par les phénomènes de compétition observés dans les portées de grande taille.

2.2 / Effet de l'augmentation de la durée de mise bas

La durée de la mise bas augmente avec la taille de la portée. Cela s'accompagne généralement d'une hausse de la mortalité, bien souvent en relation avec des problèmes d'asphyxie intra-utérine (Randall 1989). Ainsi, Dechamps et Nicks (1984) ont relevé 16,3 % de portées comportant des mort-nés pour des mise bas durant entre une et trois heures, contre 36,2 % lorsque cette durée est comprise entre 3 et 5 heures. La pression partielle en CO₂ du sang des porcelets nés vivants augmente aussi avec le nombre de porcelets nés par portée et l'ordre de naissance (Herpin *et al* 1996). Cela signifie que lorsque la mise bas se prolonge, ce qui peut être observé dans les portées nombreuses, le risque d'hypoxie intra-utérine existe, même s'il n'est pas nécessairement mortel. Nos résultats suggèrent que dans ce cas, les porcelets ayant subi une hypoxie de parturition sont moins viables, qu'ils ingèrent du colostrum plus tardivement et que leur fonction de thermorégulation est altérée. Cela conduit à terme à une réduction du taux de survie (Herpin *et al* 1996).

Enfin, plus la mise bas est longue plus le statut immunitaire des porcelets est hétérogène. En effet, la teneur en immunoglobulines du colostrum décroît fortement au cours des heures qui suivent la mise bas : 6 heures après le début de celle-ci, les teneurs en IgG, en IgA et en IgM chutent respectivement de 32, 26 et 24 % (Klobasa *et al* 1987). Les derniers porcelets nés risquent donc d'acquérir une couverture immunitaire insuffisante et une moindre résistance aux maladies. De fait, les porcelets morts entre la naissance et le sevrage présentent généralement des teneurs sanguines plus faibles en immunoglobulines dès 14 heures de vie (Hendrix *et al* 1978).

3 / Gestion des porcelets en surnombre

Le constat de ce rapide tour d'horizon est simple : les performances de reproduction (survie et croissance) sont altérées lorsque la taille de la portée dépasse 12 à 13 porcelets. Les deux questions primordiales qui se posent actuellement sont donc les suivantes : comment assurer la survie d'un maximum de porcelets au cours des premières heures de vie, et comment élever les porcelets surnuméraires au cours des jours suivants ?

3.1 / Survie au cours des premières heures de vie

Il ne s'agit pas ici de faire une liste exhaustive de toutes les solutions possibles, mais simplement de rappeler les éléments qui paraissent essentiels pour améliorer la survie, notamment dans le cas de l'hyperprolificité. Il va de soi tout d'abord que la conduite alimentaire des truies doit être raisonnée pour leur

permettre d'atteindre la mise bas dans un bon état physiologique et nutritionnel. Le déclenchement, le contrôle de la durée et le suivi de la mise bas semblent indispensables pour éviter les problèmes évoqués plus haut et pour apporter soins et assistance aux porcelets à risque. Les mort-nés sont bien souvent des porcelets morts à la première observation de la portée et qui auraient certainement pu être sauvés à la naissance si une surveillance et des soins appropriés avaient pu être apportés. Enfin rappelons la nécessité d'assurer au porcelet un confort thermique optimal dès la naissance et un apport rapide et suffisant en colostrum.

3.2 / Elevage des porcelets surnuméraires

Une fois les portées homogénéisées (effectif, poids) au sein d'une bande de truies, les porcelets en excès (souvent choisis parmi les plus lourds) sont élevés par une truie nourrice de la bande précédente dont les porcelets ont été sevrés vers 21 jours de vie. Cette truie choisie pour ses qualités maternelles peut donc poursuivre une deuxième lactation. Toutefois, dans la majorité des cas, les porcelets sont ensuite sevrés à 6-8 jours d'âge. Les porcelets sevrés très précocement sont élevés dans un local chauffé à 30-32 °C et alimentés avec un lait de remplacement, parfois sous forme liquide (nourrice électronique), mais le plus souvent directement sous forme sèche. A notre connaissance, ces différentes méthodes n'ont fait l'objet d'aucune comparaison scientifique. Toutefois, selon Huysman *et al* (1994), les porcelets surnuméraires élevés par une truie adoptive jusqu'au sevrage auraient un taux de survie plus faible (92 contre 96 %) et une croissance plus forte (206 contre 122 g/j) que les porcelets sevrés entre 2 et 4 jours de vie. Dans tous les cas, le problème majeur est celui de l'acquisition d'une immunité satisfaisante par l'ingestion d'une quantité suffisante de colostrum.

Conclusion

Il est urgent de mettre en place des études spécifiques sur les conséquences de l'hyperprolificité sur la survie et l'élevage des porcelets. Des solutions spécifiques pour réduire la mortalité et accroître la viabilité et la vitalité des porcelets nés vivants sont actuellement à l'étude. En ce qui concerne l'élevage des porcelets surnuméraires, il est nécessaire d'acquiescer des données sur un grand nombre d'animaux pour d'une part comparer les diverses méthodes d'élevage, et d'autre part déterminer la nature exacte des problèmes posés (nutritionnels, comportementaux, sanitaires). Au plan immunitaire, il faut déterminer la quantité minimale de colostrum assurant au nouveau-né une couverture suffisante en anticorps maternels (colostrum artificiel ?) et l'incidence d'une faible ingestion de colostrum sur la durée de la perméabilité de l'in-

testin aux macromolécules. Dans le cas du porcelet sevré très précocement, on peut également s'interroger sur les conséquences de l'absence des IgA du lait maternel sur l'immunité locale et sur le développement de l'immunité active. Enfin, on n'a aucune information sur le devenir de ces animaux à plus long terme et notamment sur leur composition corporelle à l'abattage.

Références

- Caugant A., Guéblez R., 1993. Influence du poids à la naissance du porcelet sur les performances ultérieures. Journées Rech. Porcine, 25, 123-128.
- Dechamps P., Nicks B., 1984. Effects of non-infectious factors, particularly thermal comfort, on the viability and performance of piglets. Ann. Méd. Vét., 128, 261-283.
- England D.C., 1986. Improving sow efficiency by management to enhance opportunity for nutritional intake by neonatal piglets. J. Anim. Sci., 63, 1297-1306.
- English P.R., Smith W.J., 1975. Some causes of death in neonatal piglets. Vet. Ann., 15, 95-104.
- Hayashi M., Ingram D.L., Dauncey M.J., 1987. Heat production and respiratory enzymes in normal and runt newborn piglets. Biol. Neonate, 51, 324-331.
- Hendrix W.F., Kelley F.W., Gaskins C.T., Hinrichs D.G., 1978. Porcine neonatal survival and serum gamma globulins. J. Anim. Sci., 47, 1281-1286.
- Herpin P., Le Dividich J., 1995. Thermoregulation and the Environment. In : M.A. Varley (ed), The neonatal pig. Development and Survival, 57-95. CAB International, Wallington, UK.
- Herpin P., Le Dividich J., Hulin J.C., Fillaut M., De Marco F., Bertin R., 1996. Effect of the level of asphyxia during delivery on viability at birth and early postnatal vitality of newborn pigs. J. Anim. Sci., 74, 2067-2075.
- Huysman C.N., Roelofs P.F.M.M., Plagge J.G., Hoofs A.I.J., 1994. Motherless rearing or extension of the suckling period of piglets using « EMMA ». Proefverslag Proefstation voor de Varkenshouderig, 36, 1-113.
- Klobasa F., Werhahn E., Butler J.E., 1987. Composition of sow milk during lactation. J. Anim. Sci., 64, 1458-1466.
- Legault C., 1985. La mortalité des porcelets de la naissance au sevrage : aspects génétiques. Porc Magazine, 174, 25-30.
- Nielsen H.E., 1981. What are the real causes of piglet mortality. Guelph Porc Symposium, 14-15 Avril 1981, pp. 74-89, Guelph, Ontario.
- Pellois H., 1993. Les performances techniques et technico-économiques en Bretagne : les progrès sensibles depuis 10 ans vont se poursuivre. A la pointe de l'élevage - Atout Porc, 266-28, 3-6.
- Randall G.C.B., 1989. Form and development of the umbilical cord in pigs and their association with delivery of viable pigs. Am. J. Vet. Res., 50, 1512-1518.

Abstract

The increase in sow prolificacy : present knowledge, possible developments and consequences. Communications presented during a meeting of the INRA Commission on Pig Research, 21-22 April 1997.

Prolificacy in sows is currently increasing very rapidly. The use of synthetic lines of pigs, derived from crossbred between Chinese and European breeds, will result in a further elevation of the number of piglets produced per sow and per year. However, the increase in litter size may have a number of consequences on the survival and performance of the piglets and on the longevity of sows. The INRA Commission on Pig Research organised a meeting on the topic. The communications that were given during the meeting are summarised in a number of short papers that are presented here.

The improvement in sow performance during the last ten years in the French pig herds was first assessed (J. Dagorn *et al*). The main possible ways of increasing sow prolificacy were then presented, considering both those that are currently applied and the ones that can be envisaged for the future. The possible improvements that have resulted or could result from selection (C. Legault, J.-P. Bidanel), from a better knowledge of the physiology of

ovulation (M.-A. Driancourt *et al*) and embryonic development (M. Terqui and F. Botté) were presented, as well as the developments that can be envisaged from the identification of genes involved in follicular growth (F. Hatey).

In a second part, the consequences of increased prolificacy on the sows themselves or on the piglets were examined. Some consequences have already been observed as a result of the currently achieved elevation of prolificacy. Possible further consequences that may be expected if the present tendency to increased litter size is maintained, have also been envisaged. The problems encountered in rabbit production have been presented as an example of what could happen in swine production (G. Bolet).

The possible consequences of increased prolificacy were then considered under different perspectives including genetics (J.-P. Bidanel), nutrition of the sow and of the foetuses (A. Prunier and H. Quesnel, J.-Y. Dourmad *et al*, N. Quiniou *et al*, M. Etienne and M.-C. Père), survival and growth of the piglets (P. Herpin and J. Le Dividich).

Commission spécialisée de recherches porcines de l'INRA, 1998. Dossier : L'augmentation de la prolificité des truies : acquis, progrès envisageables et conséquences. *INRA Prod. Anim.*, 11, 211-256.